

**Recherches
sur les liens de parenté
entre la
flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées**

THÈSE

présentée à la Faculté des sciences
de l'Université de Neuchâtel
pour l'obtention du grade de docteur ès sciences

par

Philippe Küpfer

de Lauperswil, BE

Genève, 1974

La Faculté des sciences, sur les rapports de Messieurs les professeurs

Cl. Favarger,

H. Gaussen (Toulouse),

et de M^{lle} J. Contandriopoulos, Maître de recherches au CNRS (Marseille)

autorise l'impression de la présente thèse sans exprimer d'opinion sur les propositions
qui y sont contenues.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

boissiera
volume **23**

**Mémoires
des Conservatoire et Jardin botaniques
de la Ville de Genève**



volume **boissiera**
23

Recherches
sur les liens de parenté
entre la flore orophile des Alpes
et celle des Pyrénées

PHILIPPE KÜPPER

Genève, le 31 décembre 1974

Direction et édition:

Professeur Jacques Miège

Rédaction:

Marc-André Thiébaud

Réalisation:

Robert Meuwly

avec la collaboration de

M^{me} A. Pernin et M^{lle} Ch. Trembley

Toute correspondance doit être adressée à:

Conservatoire botanique

Rédaction "Boissiera"

Case postale 21

CH-1211 Genève 21



Imprimerie du Journal de Genève

*A mes parents,
à ma femme,
en témoignage d'affectueuse reconnaissance*

TABLE DES MATIÈRES

Avant-propos	11
Introduction	13
Matériel	19
Techniques	20
Observations cytologiques, morphologiques et taxonomiques	22
Considérations générales	251
Le point de vue taxonomique	254
Problèmes cytogéographiques	255
a) La pseudo-vicariance du type alpino-planitiaire	257
b) La pseudo-vicariance du type occidental-oriental ou oriental-occidental	259
c) La pseudo-vicariance du type austral-septentrional	262
d) La pseudo-vicariance du type pyrénéo-alpin ou alpino-pyrénéen	263
Cytogéographie, écologie et polyploïdisation	268
Facteurs écologiques	268
Facteurs historiques	270
Genèse et fixation des polyploïdes	271
Polyploïdes occasionnels	271
Taxons polyploïdes	273
Différenciation des dippes diploïdes; foyers de polyploïdisation	276
Liens génétiques	281
Espèces communes aux deux chaînes, non affectées par la polyploidie dans le domaine pyrénéo-alpin	281
Vicariants — pseudo-vicariants dysploïdes	284
Ancienneté relative des flores pyrénéenne et alpine — échanges floristiques	287
Résumé, Summary, Zusammenfassung	294
Références bibliographiques	300
Index des combinaisons et noms nouveaux	315
Index spécifique	316

Avant-propos

Le travail que nous présentons ici n'aurait pu être mené à bien sans la collaboration et les conseils précieux que nous avons trouvés auprès de nombreuses personnes. Nous tenons à les assurer de notre vive gratitude.

M. le professeur C. Favarger n'a pas été seulement l'initiateur de cette étude, il a été pour nous un maître attentif et bienveillant. Sa constante sollicitude, son intérêt toujours renouvelé ont été pour nous le plus précieux encouragement. En dépit d'une très lourde charge d'enseignement, il n'a ménagé ni son temps ni ses conseils et nous a fait bénéficier de ses larges connaissances des problèmes phyto-géographiques et cytologiques. Il nous est difficile de dire tout ce que nous lui devons. Qu'il trouve ici l'expression de notre profonde reconnaissance.

M. le professeur H. Gaussen et M^{lle} J. Contandriopoulos, maître de recherches au CNRS, en acceptant de participer à notre jury de thèse nous font un grand honneur; nous les prions d'agréer notre respectueuse gratitude.

C'est avec M. A. Baudière que nous avons fait nos premières armes dans les Pyrénées. Nous avons tiré le plus grand profit de son enthousiasme ainsi que de ses connaissances floristiques et phyto-écologiques étendues. Il nous a signalé maints problèmes intéressants. De plus, il nous a offert à plusieurs reprises son hospitalité. Nous lui adressons ainsi qu'à sa femme nos très sincères remerciements. M. et M^{me} M. Baudière ont eu à notre égard des sollicitudes de parents; qu'ils soient assurés de notre affectueuse reconnaissance.

Nous avons trouvé auprès de M. le professeur Ch. Terrier beaucoup de compréhension. Ses conseils et ses renseignements de tous ordres nous ont été très utiles. Nous lui exprimons notre vive gratitude.

M. le professeur J. Miège a accepté que notre travail soit publié dans "Boissiera", organe du Conservatoire botanique de Genève qu'il dirige. Qu'il veuille trouver ici l'expression de notre reconnaissance. Lors de nos passages au Conservatoire botanique, nous avons trouvé un accueil bienveillant et une aide compétente auprès du personnel. MM. les conservateurs H. M. Burdet et W. Greuter nous ont fait bénéficier de leur expérience des problèmes de nomenclature; nous leur adressons nos vifs remerciements.

C'est à M. M.-A. Thiébaud qu'est revenue la tâche délicate de rédiger notre texte. Il s'en est acquitté avec beaucoup de complaisance; qu'il trouve ici la marque de notre gratitude.

Nous tenons à témoigner notre reconnaissance à M. le professeur Ch. Sauvage qui nous a initié à la floristique espagnole lors d'une excursion botanique en Espagne, à M. le D^r J. Berset qui nous a accueilli chez lui et nous a permis la récolte du rare *Veronica tenuifolia*, à MM. les professeurs C. J. Humphries, H. Merxmüller, P. Montserrat-Recoder et W. T. Stearn pour les renseignements et le matériel très intéressant qu'ils ont mis à notre disposition, ainsi qu'aux directeurs des herbiers de Barcelone, Genève, Madrid, Montpellier, Munich, Toulouse, Trieste, du British Museum et du Muséum de Paris qui nous ont prêté avec complaisance de nombreux exsiccata.

Nos déplacements ont été facilités par une subvention de la Commission phyto-géographique de la Société helvétique des sciences naturelles. Nous exprimons notre

reconnaissance à son président, M. le professeur H. Zoller, ainsi qu'à tous les membres de la Commission.

Nous devons une mention particulière à notre femme qui a non seulement partagé avec nous les aléas de la vie d'un botaniste itinérant, mais a encore assumé la tâche ingrate de la dactylographie de notre manuscrit. Son affectueuse compréhension nous a beaucoup encouragé.

M. P. Correvon a porté la plus grande attention à la culture, souvent délicate, de plusieurs centaines d'orophytes. Sans sa compétence, une grande partie de ce travail n'aurait pas été possible. Nous l'assurons de notre vive gratitude.

C'est à l'habileté et au soin de M. E. Fortis que nous devons l'illustration photographique de notre mémoire; nous lui disons un grand et chaleureux merci. Nous sommes particulièrement redevables à toutes les personnes qui nous ont procuré du matériel: M^{me} M.-M. Duckert, MM. C. Béguin, E. Beuret, L. Borel, R. Bourgnon, P. Lieutaghi, G. Müller, J. Ritter, H. Seitter, D. Strub et L. Zeltner. Que dire de nos amis des laboratoires de phanérogamie et de phytosociologie, M^{me} M. Tissot, MM. C. Béguin, E. Beuret, E. Fortis et G. Müller, sinon que leur amitié a été exemplaire et que je garderai un souvenir inoubliable de leur aimable et efficace collaboration.

Introduction

Le courant d'intérêt pour les études cytotaxonomiques, suscité dans le domaine alpin par les travaux de Manton (1934, 1937) sur les *Biscutella* du grex *laevigata* et animé aujourd'hui par les écoles de Bidault (Besançon), Ehrendorfer (Vienne), Favarger (Neuchâtel), Guinochet (Orsay), Landolt (Zürich) et Merxmüller (Münich),¹ s'est renforcé au cours de ces dix dernières années. La raison première de cette vitalité est l'élargissement des perspectives offertes par les données cytologiques. Si à l'origine le nombre et la morphologie des chromosomes paraissaient immuables au sein d'une espèce (sinon dans un genre), l'élargissement progressif des connaissances a montré que la variation chromosomique par polyploidie ou dysploïdie intraspécifique affectait en réalité un grand nombre d'espèces et cela aussi bien chez des taxons à large distribution géographique et à morphologie variable (*Cerastium arvense*, *Astragalus australis*, etc.) que chez des endémiques à aire étroite (*Valeriana celtica*) ou à morphologie relativement uniforme (*Trisetum distichophyllum*). Le concept même de l'espèce devait être ainsi remis en question. A la définition très pragmatique de l'espèce, considérée comme une collection d'individus interféconds, isolés d'autres ensembles similaires au double point de vue sexuel et morphologique, il convenait de substituer une acception plus nuancée, mais partant plus floue et peut-être plus subjective, qui tienne compte des caractères cytologiques inhérents aux groupes considérés. La bibliographie renferme en effet de nombreux exemples de "bonnes espèces" à caractères morphologiques bien tranchés, mais qui sont potentiellement interfécondes. Chez celles-ci, la différenciation génétique est donc faible en regard de la variation phénotypique, seul l'isolement géographique ou écologique empêche la fonte des deux unités en un même taxon. Inversement, au sein d'une espèce, la polyploïdie dresse parfois une barrière s'opposant à toute introgression, sans toutefois que la différence du caryotype s'exprime sur le phénotype. Les "races chromosomiques" d'une même espèce ne sont alors que des taxons potentiels qui doivent être réunis sous le même pavillon spécifique en dépit de leur isolement génétique qui entraînera peut-être, à longue échéance, une évolution morphologique divergente. L'intérêt des études cytologiques dépasse pourtant le cadre étroit de la délimitation d'un taxon, pour laquelle d'ailleurs elles ne sont que le complément des données de la morphologie, de la chorologie et de l'écologie. L'analyse caryologique a introduit un critère objectif, qui, s'il n'est pas utilisable au niveau de la famille ni le plus souvent au niveau des genres, rend de précieux services dans l'étude des cercles d'espèces affines et permet leur subordination dans un système phylogénétique. En effet, la valeur hiérarchique d'un caractère morphologique extérieur n'échappe pas à toute subjectivité. Par exemple, tous les systématiciens ne s'accordent pas pour reconnaître que la couleur jaune est plus primitive que le rose chez les Primevères auriculées ou que la feuille entière dérive de la feuille laciniée chez les Renonculacées des sections *Ranuncella* ou *Leucoranunculus*. En revanche, il est aujourd'hui unanimement reconnu que dans une même espèce les sippes polyploïdes dérivent

¹Pour la bibliographie de ces travaux voir Favarger (1971b).

des diploïdes et sont donc plus jeunes. La relation inverse, à savoir l'origine d'un diploïde à partir d'un polyploïde est avancée par quelques auteurs plutôt pour satisfaire une vue de l'esprit que sur l'observation de tels phénomènes dans des populations naturelles. A la rigueur, elle pourrait se présenter à l'échelle individuelle, mais n'est pas réalisable au niveau d'une population; le di- ou polyhaploïde sera dans la plupart des cas plus ou moins stérile et moins compétitif. Enfin lorsque dans une région donnée les études cytologiques sont suffisamment avancées, elles permettent d'envisager un problème plus large, de loin le plus intéressant, à savoir l'histoire du peuplement végétal. Notre exposé suivra la même voie. Partant d'observations cytologiques, chorologiques et morphologiques d'espèces pyrénéo-alpiennes, nous chercherons à établir le degré de parenté des flores orophiles des Alpes et des Pyrénées et tenterons de dégager quelques traits de leur histoire.

La prospection cytologique de la flore alpienne n'est pas terminée, mais elle est suffisamment avancée aujourd'hui pour que l'on puisse tenter une comparaison avec d'autres régions. Si les études cytotaxonomiques sont depuis longtemps à l'honneur dans les pays scandinaves et l'Europe centrale, la situation est différente dans les régions proches de la Méditerranée où seuls quelques secteurs ont été l'objet d'études intensives. A cet égard, nous citerons le Portugal où Fernandes (Coimbra) et ses collaborateurs étudient systématiquement tous les Spermatophytes, la Corse pour laquelle Contandriopoulos (Marseille) a publié un important mémoire consacré aux endémiques et enfin le sud des Balkans où l'école de Runemark (Lund) a entrepris un vaste programme de recherches auxquelles font écho les travaux de Contandriopoulos, de Phitos (Patras), etc. En revanche, la flore orophile des Apennins, des Pyrénées et de l'Espagne est restée en marge de ce courant d'intérêt. Il était donc tout naturel d'orienter nos recherches dans cette direction.

Plusieurs motifs nous ont incité à arrêter notre choix sur les Pyrénées. Le gradient écologique y est plus varié que dans les Apennins et presque aussi large que dans les Alpes. Les contrastes climatiques entre les versants espagnol et français, entre les extrémités occidentale (atlantique) et orientale (méditerranéenne) sont très prononcés. La seule composante qui fasse défaut au gradient climatique pyrénéen, ou qui tout au moins y est plus faiblement exprimée, est le climat particulier, continental, des vallées internes des Alpes (Valais, Maurienne, etc.). A cela, il convient d'ajouter la nature très variée des roches aux étages subalpin et alpin, ainsi que l'importance des territoires situés au-dessus de 2000 m qui font des Pyrénées, le massif européen offrant les conditions de vie les plus semblables à celles existant dans les Alpes. Il n'est donc pas surprenant que les deux chaînes partagent un large fond commun d'espèces.

Un des caractères évidents de la flore orophile est son isolement qui sera d'autant plus grand que les régions périphériques sont plus basses. A cet égard, la situation géographique des Pyrénées est particulière. Trait d'union entre l'Atlantique et la Méditerranée, les Pyrénées sont encore isolées au sud par la profonde dépression de l'Ebre et au nord-ouest par le bassin de la Garonne. Ce facteur a certainement joué un rôle important dans l'histoire du peuplement végétal des Pyrénées et cela après l'effondrement de la chaîne pyrénéo-provençale. A partir de cette époque, les échanges entre les Pyrénées et les régions avoisinantes n'ont été possibles que par la chaîne cantabrique d'une part pour les taxons oro-ibériques ou oro-atlantiques et, d'autre part, avec les Alpes (et les régions nordiques au moment des glaciations), par les massifs intermédiaires, des Corbières aux montagnes du Vivarais ou du Forez. Comparativement, les relations de la flore alpienne sont plus complexes

puisque'il faut tenir compte des influences possibles des Apennins, des Balkans, des Tatra, des régions boréo-arctiques et des Pyrénées.

L'étude des rapports de parenté entre les flores orophiles pyrénéenne et alpine comprendra deux volets:

1. l'inventaire cytologique des taxons communs aux deux chaînes;
 2. l'analyse des sippes réputées vicariantes quel que soit leur degré de différenciation ou leur rang systématique.
1. La parenté des flores alpine et pyrénéenne est attestée par le fort contingent d'espèces communes aux deux chaînes. Avec Favarger (Favarger & Küpfer, 1968), nous avons estimé que les quelque 75%¹ des espèces orophiles pyrénéennes se retrouvaient dans la flore des Alpes occidentales, alors que par rapport à celle-ci le pourcentage des taxons pyrénéo-alpiens ou à aire plus vaste tombe au voisinage de 61% en raison d'une plus grande diversité. Il s'agit évidemment d'un ordre de grandeur, car la prospection des deux chaînes réserve encore quelques surprises. Ainsi tout récemment, le contingent des espèces communes s'est trouvé enrichi d'une unité à la suite de la découverte par Ritter (1973), dans le Vercors, de l'*Arenaria purpurascens* Ramond ex DC. considéré jusqu'ici comme un endémique pyrénéo-cantabrique. Une autre raison de considérer les pourcentages ci-dessus comme représentant simplement une bonne approximation est la difficulté de définir d'une manière stricte la notion d'orophyte. Si pour un botaniste alpin le *Senecio doronicum* L. ou l'*Arnica montana* L. appartiennent sans conteste à la flore subalpine ou alpine, le botaniste portugais tendra à les considérer comme propres à l'étage collinéen, voire aux zones littorales. Inversement, en Espagne on taxera volontiers d'orophytes les *Arenaria grandiflora* L. et *Ranunculus gramineus* L. alors que dans la région parisienne les deux espèces croissent à quelque 100 m d'altitude à peine. Dans ces exemples, il est cependant fort probable que les formes orophiles ne sont pas rigoureusement identiques aux sippes planitaires. Cela est vrai en tout cas pour les deux Composées, qui sont représentées au Portugal par des variétés endémiques. Un problème semblable se pose entre les populations pyrénéennes et alpines d'un même taxon. Présentent-elles rigoureusement les mêmes caractères cytologiques, écologiques ou morphologiques? La phrase de Gaussen (in Gaussen & Leredde, 1949) selon laquelle "la réaction de ceux qui viennent aux Pyrénées pour la première fois est constante: les plantes ont pour eux une autre allure que celles qu'ils ont appris à connaître ailleurs" permettrait de conclure par la négative. Il est donc fort probable que les populations respectives présentent un début de différenciation, trop légère cependant pour être consacrée par la taxonomie classique ou encore cryptique (par exemple cytologique).
 2. Nous donnons au terme de vicariant son sens le plus étroit (cf. Löve, 1954), à savoir celui de groupes d'espèces à caractères morphologiques voisins, offrant la même valence chromosomique et s'excluant de leurs territoires (vicariants géographiques) ou de leurs milieux respectifs (vicariants écologiques). Force est

¹ Ce pourcentage serait évidemment moins élevé (c. 67%) si l'on envisageait la chaîne pyrénéo-cantabrique. C'est ce chiffre qui a été publié par Favarger dans son travail de 1972b.

de reconnaître cependant que dans la plupart des travaux, la vicariance n'est établie que sur les données de la morphologie et à la rigueur de l'écologie. Dans son étude sur les causes de l'endémisme, Gaussen (1964) propose 34 couples de vicariants pyrénéens-alpiens, au sujet desquels il déplore l'absence de données cyto-taxonomiques relatives aux taxons pyrénéens. Toutefois dans l'analyse de la vicariance, le critère cytologique ne résoud pas tous les problèmes et le plus souvent les conclusions ne peuvent être tirées sans référence aux caractères cytologiques du groupe entier que l'on considère. De plus il n'est pas une fin en soi et il importe toujours de compléter l'information qu'il apporte par des observations morphologiques, écologiques, etc. L'identité des nombres chromomiques n'a pas la même signification chez les *Aquilegia pyrenaica* L. et *A. einseleana* F. W. Schultz que dans le couple *Minuartia lanceolata* (All.) Mattf. — *M. cerastiifolia* (Lam. ex DC.) Graebner et n'implique pas *ipso facto* une parenté étroite des deux espèces. Toutes les Ancolies européennes offrent la même valence chromosomique; ainsi donc sur la seule base cytologique, il n'y a pas plus de raison de rapprocher l'*A. pyrenaica* de l'*A. einseleana* que de l'*A. bertolonii* Schott. Pourtant les deux premières paraissent plus proches. En revanche, dans le genre *Minuartia*, les travaux de Favarger ont montré tout le parti que l'on pouvait tirer de la cytologie; chaque groupe d'espèces affines est caractérisé par le même nombre de base. Inversement, il est insuffisant de rapprocher les *Iberis spathulata* J. P. Bergeret et *I. nana* All. sur la seule foi de leurs ressemblances morphologiques; les caryotypes différents indiquent sans ambiguïté que les deux espèces n'ont pas de réelles affinités et leur habitus semblable résulte plutôt d'un phénomène de convergence induit par une écologie identique (Küpfer, 1971b).

Quel que soit le nombre effectif de vicariants pyrénéens-alpiens, il est hors de doute que le degré de parenté des flores orophiles des Alpes et des Pyrénées est élevé. Faut-il alors admettre que les flores orophiles actuelles de ces deux chaînes dérivent en grande partie de la flore tertiaire qui s'est différenciée sur le système pyrénéo-provençal, ou est-ce l'indice d'échanges importants au cours des glaciations, échanges assortis d'un enrichissement des deux massifs en espèces boréo-arctogènes? Chacune de ces deux hypothèses déjà défendues par Braun-Blanquet (1923), renferme sans doute une part de vérité. Un des objets de notre étude sera donc de tenter à l'aide des données cytologiques, d'évaluer l'importance des courants d'immigration pyrénéogène et alpin.

Nous avons vu plus haut que la notion d'orophyte est variable dès que l'on compare deux régions éloignées. A un autre point de vue, l'histoire du peuplement végétal des étages subalpin et alpin est intimement liée à celle des régions plus basses, car les fluctuations climatiques ont entraîné à plusieurs reprises une translation verticale des étages de végétation. Ainsi il n'est pas exclu de penser que certaines populations abyssales d'un orophyte ou les stations en montagne d'un taxon planitiaire soient plus lourdes de significations biogéographique que celles qui se trouvent au centre de l'aire. En conséquence, il n'était pas possible dans notre travail de nous cantonner aux seules espèces offrant leur optimum à l'étage alpin-montain sans courir le risque d'écarter a priori le contingent le plus intéressant, à savoir les espèces les plus capables de s'adapter à des conditions nouvelles grâce à une relative souplesse écologique. Cela dit, le lecteur ne sera pas surpris de voir

citer dans notre mémoire les noms des *Anthericum liliago*, *Coronilla minima* ou *Veronica teucrium* qui ne sont pas considérés — du moins dans les Alpes — comme des orophytes caractérisés.

Si dans notre travail nous n'avons exclu à priori aucune espèce, même la plus sporadique, de l'étage sans arbre, il n'était pas possible d'envisager l'étude de tous les taxons. Notre préoccupation a été alors de choisir des espèces appartenant à des familles et à des éléments chorologiques différents. De plus, nous avons orienté une partie de nos recherches vers les espèces chez lesquelles diverses valences chromosomiques avaient été reconnues dans le domaine alpien ou qui nous paraissaient offrir une relative souplesse écologique ou morphologique. Enfin nous avons porté une attention spéciale aux orophytes possédant des stations dans le Massif Central ou les Cévennes et cela même s'ils n'étaient pas représentés dans l'une ou l'autre des chaînes alpienne ou pyrénéenne. L'intérêt des orophytes cantaliens ou cévenols, qui se retrouvent exclusivement dans les Alpes ou dans les Pyrénées, réside dans la possibilité de définir leur origine sans risque d'erreur. En effet, on interprète sans difficulté la présence du *Jasione humilis* dans les Monts Dorés comme étant pyrénéogène et celle du *Colchicum alpinum* dans l'Aubrac comme étant alpigène. Il est alors intéressant de chercher les facteurs écologiques et historiques qui ont rendu possible la venue de telles espèces dans le Massif Central et les raisons qui ont stoppé leur migration. Les renseignements réunis sont alors de première utilité pour l'étude des taxons présents à la fois dans les Alpes, le Massif Central et les Pyrénées, car, à première vue, il est impossible de situer le foyer primitif d'espèces telles les *Saxifraga androsacea* L. ou *Senecio doronicum* L. Dans cette question, le critère cytologique sera d'ailleurs d'un grand secours. Enfin, l'étude des endémiques pyrénéens n'a été abordée que sous l'angle de l'analyse de la vicariance; elle est donc limitée.

Reste à circonscrire le cadre géographique compris dans cette étude.

A l'origine, le territoire que nous nous étions assigné recouvrait l'ensemble de la chaîne pyrénéenne. Cependant, très tôt nous nous sommes rendu compte que l'interprétation des données cytologiques est subjective lorsque celles-ci sont trop fragmentaires. Preuve en est certaines hypothèses, jugées prématurées aujourd'hui, que nous avons émises dans l'une ou l'autre de nos notes préliminaires, en particulier au sujet d'espèces telles les *Ranunculus pyrenaicus* L., *R. parnassifolius* L. ou *Oxytropis foucaudii* Gillot. En effet, il ne suffit pas d'étudier un taxon en un point de la chaîne alpienne et dans une localité des Pyrénées. La découverte d'une sippe diploïde pyrénéenne alors que le taxon alpien correspondant est tétraploïde ne peut être interprétée que lorsqu'on a l'assurance que toutes les populations alpines, respectivement pyrénéennes, sont bien caractérisées par la même valence chromosomique. Même lorsque cette exigence est remplie, la solution n'est pas nécessairement trouvée. Souvent rien ne permet de penser que les relations du taxon alpien sont à rechercher dans les Pyrénées plutôt que dans les Apennins, les Balkans, etc. D'où la nécessité d'étendre le champ d'investigation à tous les secteurs principaux de l'aire d'une espèce. Le travail peut paraître fastidieux, mais lorsqu'il est réalisé, il présente le grand avantage d'offrir un abondant matériel de comparaison qui facilite la compréhension du gradient morphologique et écologique du taxon considéré.

Pour que notre étude fût complète, il importait non seulement de procéder à l'inventaire cytologique des orophytes, mais aussi de réunir un échantillonnage suffisant d'individus pyrénéens et alpiens d'une même espèce afin d'observer

leur comportement morphologique en culture comparée et de réaliser des croisements. Un effort identique s'imposait à l'égard des sippes réputées vicariantes. C'était là un programme très vaste qui aurait nécessité encore bien des années pour être mené à chef. De plus, il est difficile de procéder simultanément à une étude cytogéographique et génétique. La première requiert de longs et nombreux déplacements, alors que les croisements exigent une étude plus suivie au jardin botanique. Nous avons donc été contraints de porter l'accent en premier lieu sur les études chorologiques.

Les problèmes taxonomiques sont indissociables des données cytologiques. C'est pourquoi dans la discussion qui suit nous aborderons simultanément l'exposé des résultats cytologiques et de leurs incidences sur la taxonomie. Dans la deuxième partie, nous tenterons d'apprécier le degré de parenté des flores alpine et pyrénéenne, d'estimer l'importance respective de la spéciation graduelle (vicariance) et de la spéciation brusque (polyploidie ou aneuploidie) et enfin de préciser l'importance et la direction des échanges floristiques au cours des glaciations quaternaires.

Nos recherches, qui nous ont amené à parcourir un grand nombre de stations des Pyrénées, de la chaîne cantabrique, des montagnes d'Espagne orientale et centrale, de Sierra Nevada, ainsi que diverses localités des Alpes et des Abruzzes, ont porté sur près de 3500 populations dont plus des $\frac{2}{3}$ ont fait l'objet d'une numération chromosomique précise. Plusieurs centaines d'individus sont encore en culture à Neuchâtel. Dans notre exposé, il n'était donc pas possible d'exploiter en détail tous nos résultats. L'énumération sèche des données cytogéographiques eût été, à elle seule, longue et fastidieuse. Aussi avons-nous préféré traiter avec le plus de précision possible un petit nombre d'espèces, plutôt que de commenter brièvement tous nos comptages chromosomiques. Les résultats inexploités feront l'objet de publications ultérieures.¹ En particulier les groupes d'espèces pour lesquels nous avons étudié souvent plus de 20 populations, tels les *Senecio* grex *doronicum*, *Veronica* grex *teucrium* ou *Aethionema* grex *saxatile*, dont la taxonomie infraspécifique se heurte encore aujourd'hui à de sérieuses difficultés, ne pourront être révisés que dans le cadre de monographies auxquelles s'est d'ailleurs attaché le laboratoire de phanérogamie de Neuchâtel. Quant à l'étude taxonomique du *Bupleurum ranunculoides*, elle sera abordée par A. Cauwet (Perpignan) dans un mémoire consacré à l'ensemble du genre *Bupleurum*. Enfin, nos observations relatives aux Saxifrages (principalement ceux du grex *Exarato-moschatae*), si diversifiés dans le domaine pyrénéo-ibérique et posant de nombreux problèmes cytologiques et taxonomiques, seront publiées dans un prochain travail.

¹ Le lecteur trouvera un complément d'information en consultant quelques-unes de nos notes préliminaires (cf. Küpfer 1968, 1969, 1971a, 1971b, 1971c, 1972).

Matériel

La majeure partie du matériel servant de base à cette étude a été récoltée *in situ* lors de différents voyages que nous avons effectués entre 1965 et 1970 dans les Pyrénées, en Espagne, dans les Alpes et en Italie. Chaque fois que l'état des plantes s'y prêtait, nous avons effectué les fixations de boutons floraux, voire de jeunes feuilles, sur le terrain. Très souvent nous avons prélevé des graines ou des plantes vivantes qui ont été mises en culture à Neuchâtel. Afin que nos résultats reflètent autant que possible les caractères d'une population, nous avons étudié en règle générale plusieurs individus. Cette manière de faire s'est révélée très heureuse dans le cas des *Viola diversifolia* et *Ranunculus parnassifolius*. Les mêmes précautions ont été prises lors de la récolte des témoins d'herbier afin que les exsiccata permettent d'appréhender le gradient morphologique d'un taxon. Pour compléter notre échantillonnage, lorsqu'il paraissait intéressant d'étendre nos investigations à l'ensemble de l'aire d'une espèce ou à ses taxons affines, nous avons recouru aux graines proposées en échange par différents jardins botaniques pour autant que ces institutions récoltent les graines sur des plantes spontanées et précisent leurs lieux d'origine. D'autres plantes nous ont été envoyées par quelques correspondants. Chaque fois que nous avons reçu du matériel, il a été cultivé jusqu'à ce qu'il puisse être identifié sans ambiguïté. Des exsiccata témoins sont conservés dans notre herbier déposé à Neuchâtel (NEU).

La culture dans des conditions analogues de plantes de provenances diverses, d'abord entreprise à des fins cytologiques, s'est révélée très précieuse dès qu'il s'est agi de confronter les données caryologiques avec la morphologie. Dans bien des cas, les différences morphologiques qui nous avaient échappé sur le terrain sont devenues apparentes lorsque les plantes se développèrent et fleurirent côte à côte. En effet, *in situ* il est souvent difficile d'intégrer de mémoire toutes les observations effectuées sur une espèce déterminée, en des lieux et à des époques éloignés. La culture comparée permet en outre de tester la pérennité de caractères différentiels et de distinguer les véritables écotypes des simples accommodats.

Nos connaissances imparfaites de la flore des régions visitées ne nous ont pas permis d'effectuer dans chaque station des relevés floristiques exhaustifs. Cependant, nous avons pris note de la physionomie, des exigences écologiques et des composantes les plus significatives des groupements concernés par nos récoltes. Lorsque les régions prospectées avaient fait l'objet d'études phytosociologiques, nos données étaient suffisantes pour qu'il fût possible de les rapporter à une association précise. Ainsi, sauf dans de rares exceptions, nous ne donnerons pas le cortège floristique des stations étudiées, mais seulement les espèces caractéristiques d'un groupement avec la référence au travail de phytosociologie.

Techniques

Tous nos résultats ont été obtenus par la méthode des écrasements après fixation à l'alcool acide. Suivant la nature des organes (anthères, pièces florales, méristèmes radiculaires) et les espèces étudiées, la proportion standard des deux composants du fixateur (3 à 4 parties d'alcool absolu pour 1 partie d'acide acétique glacial) était modifiée dans le sens d'une diminution de la quantité relative d'acide acétique. Dans certains cas en effet, un milieu trop acide provoque des artéfacts: définition trop claire du fuseau, cytoplasme hétérogène, vacuolisé ou trop chromophile. L'adjonction de chloroforme dans le fixateur ne nous a jamais apporté d'améliorations sensibles.

Méiose

L'intérêt de la méiose réside dans le fait qu'elle permet non seulement un dénombrement très précis des chromosomes, mais qu'elle apporte, lors de la syndèse prophasique en particulier, des renseignements utiles sur le degré de parenté des différents génomes en présence. L'étude de la microsporogénèse se révèle en particulier de la plus haute importance chez les sippes polyploïdes, dysploïdes ou aneuploïdes.

La qualité des fixations dépend beaucoup de la rapidité avec laquelle pénètre le fixateur, aussi avons-nous toujours pris soin de fendre les boutons, voire de séparer les étamines des autres pièces florales. Souvent une demi-heure "perdue" au moment de la fixation représente en définitive un gain de temps appréciable lors de l'étude au laboratoire. Au fixateur étaient ajoutées une dizaine de gouttes de carmin acétique par flacon de 20 cm³ et trois gouttes d'acétate de fer (mordant). La durée de la fixation variait entre quelques jours et plusieurs mois. Le matériel fixé était conservé à la température ordinaire pendant quelques semaines avant d'être placé au congélateur (-20°). Il ne s'altère pas avec l'âge, bien au contraire, sauf dans de rares exceptions, tel le *Saxifraga androsacea* où les meilleurs résultats ont été obtenus après un à trois jours de fixation. Chez ce dernier, quelles que soient les précautions prises, la qualité des fixations est inégale. Des facteurs tels que la température (ambiante ou celle du fixateur) ou l'heure à laquelle les boutons ont été fixés, voire des facteurs inhérents aux Saxifrages (cellules riches en tannins), influent sans doute sur le résultat. Le passage rapide des anthères dans le chloroforme pour enlever la couche cireuse qui les recouvre, le fait de les soumettre à l'aspiration d'une trompe à eau ou le renouvellement du liquide fixateur après quelques temps, n'ont pas amélioré notablement les résultats dans le cas de cette espèce.

La coloration finale était réalisée par macération des objets à la température ordinaire dans le carmin acétique (30 min à 2 h), suivie d'un chauffage modéré pendant 2 min.

Chaque fois que la méiose d'une espèce paraissait perturbée, nous avons contrôlé la qualité du pollen. A cette fin, les microspores, prélevées sur nos exsiccata témoins, étaient montées dans la fuchsine acide selon la méthode préconisée par Hrishi & Müntzing (1960).

Mitoses

Les mitoses de pièces florales (ovaires principalement), auxquelles nous avons recouru chaque fois que la méiose était manquée, ont été étudiées selon le même processus que les anthères. Au fur et à mesure que notre technique s'améliorait, nous avons utilisé, avec une fréquence toujours plus élevée, un prétraitement à l' α mn (α -monobromonaphtalène) qui offre le double avantage d'étaler et de raccourcir les chromosomes. De plus, son emploi très commode en solution saturée convient à presque tous les genres. La durée du prétraitement, réalisé à la température ordinaire (seules les températures supérieures à 25° semblent défavorables), était comprise entre 1 h 30 pour les espèces à petits chromosomes et 3 h pour celles à chromosomes plus longs. Les Graminées, particulièrement résistantes aux agents mitoclasiques, ont nécessité des traitements de 4 à 6 h pour obtenir un raccourcissement suffisant et dans quelques cas l' α mn était ajouté à une solution à 0.3% de colchicine. Les pointes de racines étaient ensuite fixées et colorées par la méthode décrite ci-dessus. Nous avons aussi procédé à la coloration en masse par le réactif de Schiff après 7 à 10 min d'hydrolyse dans HCl 1N suivant le matériel (fixation à l'alcool acide sans mordant: 12 h). Les méristèmes étaient ensuite écrasés dans une goutte de carmin acétique (dilué à 50% par l'acide acétique à 45%) qui renforce la coloration des chromosomes sans atténuer le contraste, le cytoplasme restant hyalin. Les deux méthodes donnent des résultats sensiblement analogues. Tout au plus peut-on noter un léger gonflement des chromosomes colorés au carmin acétique surtout si la fixation a été longue.

Chaque fois que les caryotypes étaient suffisamment différenciés, nous avons cherché à définir la formule chromosomique, voire à établir le caryogramme. Dans l'énoncé des formules chromosomiques, nous avons adopté la terminologie introduite par Levan & al. (1964). Ces auteurs groupent les chromosomes en six classes en fonction du rapport R = longueur du bras long/longueur du bras court.

Classes		Centromère
<i>M</i>	$1 \leq R < 1.05$	médian
<i>m</i>	$1.05 \leq R < 1.7$	situé dans la région médiane
<i>sm</i>	$1.7 \leq R < 3.0$	submédian
<i>st</i>	$3.0 \leq R < 7.0$	subterminal
<i>t</i>	$7.0 \leq R < 39$	situé dans la région terminale
<i>T</i>	$39 \leq R < \infty$	terminal

Lorsque, pour un couple de chromosomes supposés homologues sur la base de leurs longueurs relatives et de leurs R voisins, les valeurs du quotient R se situaient, suivant les métaphases, de part et d'autre d'une limite de classe, nous avons introduit une catégorie intermédiaire. Par exemple, sous (*m-sm*) nous avons placé les chromosomes dont le R voisine 1.7. Pour simplifier les formules, nous avons renoncé à grouper les chromosomes par ordre de grandeur en tenant compte de leur longueur relative.

Observations cytologiques, morphologiques et taxonomiques

Dans l'exposé détaillé de nos résultats, nous suivrons un ordre systématique en abordant successivement les données concernant les Monocotylédones, puis celles relatives aux Dicotylédones. Au point de vue de la nomenclature, nous n'avons jamais cherché à épuiser la synonymie, tant s'en faut. Notre seul souci a été d'utiliser des binômes clairs pour chacun. Comme notre étude repose sur des taxons récoltés dans divers pays d'Europe, nous avons jugé utile de nous référer à "*Flora Europaea*" (Tutin & al., 1964, 1968, 1972) pour tous les genres parus. Pour les autres espèces, nous nous en tiendrons aux binômes les plus couramment utilisés. Sauf dans de rares exceptions où nous défendrons notre position, l'emploi d'un binôme n'implique nullement de notre part un jugement quelconque sur sa validité. Notre attitude vis-à-vis de la nomenclature est plutôt conservatrice. Chaque fois qu'une combinaison ou un binôme était contesté nous avons donné la priorité au nom consacré par l'usage. A notre avis, les changements de rangs et les nouvelles combinaisons que d'aucuns affectionnent ne devraient être proposés qu'avec une extrême circonspection et s'inscrire dans le cadre d'une révision de tous les taxons infraspécifiques d'une espèce collective et non pas ressortir d'une appréciation sommaire, fondée sur les seuls arguments bibliographiques. C'est toujours dans cette optique que nous avons été amené à procéder à quelques modifications de la taxonomie infraspécifique d'une espèce ou exceptionnellement de la définition d'un genre.

Dans notre travail, les problèmes cytologiques sont constamment liés aux questions phytogéographiques, aussi, lorsqu'une espèce offrait différentes valences chromosomiques (dysploïdes ou euploïdes) et que nous disposions d'un matériel assez abondant, nous avons porté nos résultats sur des cartes de distribution. Dans plusieurs cas, nous avons superposé les données cytologiques à l'aire totale de l'espèce. Cette dernière n'est en général qu'une approximation par défaut de l'aire réelle, sauf lorsqu'elle a été empruntée à l'ouvrage de phytochorologie de Meusel & al. (1965). Elles sont néanmoins suffisamment significatives pour indiquer la portée des observations cytologiques. On pourra ainsi apprécier les régions où la prospection mérite d'être poursuivie et celles où les données caryologiques sont assez nombreuses et constantes pour être extrapolées à l'ensemble des populations. Sur nos cartes, nous avons toujours utilisé les mêmes signes conventionnels. Les cercles représentent des sippes diploïdes ou les valences les plus basses d'une espèce collective, les carrés coïncident avec les races tétraploïdes et les étoiles avec les taxons hexaploïdes ou à degré de polyploidie plus élevé. Enfin les symboles +, X, V indiquent des stations isolées, n'ayant pas fait l'objet de vérifications cytologiques et pour lesquelles nous n'avons pas vu d'échantillons d'herbier.

Dans l'énumération des stations étudiées, nous respectons pour les indications géographiques l'ordre suivant: pays, province, localités, altitudes. Entre parenthèses, nous avons noté le numéro de l'exsiccatum témoin, précédé du sigle de l'herbier où il est conservé [dans la grande majorité des cas il s'agit de notre collection déposée à Neuchâtel (NEU)]. Lorsque ce matériel n'a pas été récolté par nous-mêmes, le nom de la personne ou de l'institution qui nous l'a procuré figure également entre

parenthèses. Afin de permettre de mieux situer les régions concernées, nous avons porté sur la figure 1 les principales localités citées dans le texte.

Les abréviations utilisées dans le texte ou dans les précisions géographiques sont les suivantes:

A.	Autriche	MA	Madrid (Instituto "Antonio José Cavanilles", Jardin Botanico)
Al.	Province d'Almeria	Ma.	Province de Madrid
αmn	αmonobromonaphtalène	MAF	Madrid (Faculté de pharmacie)
AND.	Principauté d'Andorre	MARS	Marseille
Ar.	Département de l'Ariège	MPU	Montpellier
Av.	Province d'Avila	Na.	Province de Navarra
Ba.	Province de Barcelona	NEU	Neuchâtel, Institut de botanique, CH
B.-A.	Département des Basses-Alpes	Ov.	Province d'Oviedo
BC	Barcelone (Inst. bot.)	Pa.	Province de Palencia
BCF	Barcelone (Faculté de pharmacie)	P.-A.	Département des Pyrénées-Atlantiques
CH.	Suisse	P.-O.	Département des Pyrénées-Orientales
E.	Espagne	R.D.A.	République Démocratique Allemande
F.	France	R.F.A.	République Fédérale Allemande
G	Genève	Sa.	Province de Santander
Ge.	Province de Gerona	So.	Province de Soria
Gr.	Province de Granada	Te.	Province de Teruel
H.-A.	Département des Hautes-Alpes	TL	Toulouse (Lab. bot., Faculté des sciences)
H.-G.	Département de la Haute-Garonne	TLA	Toulouse (Lab. bot. appliquée)
H.-P.	Département des Hautes-Pyrénées	TSB	Trieste
Hu.	Province de Huesca	Va.	Département du Vaucluse
I.	Italie	Vs.	Canton du Valais
J. bot.	Graines récoltées par les soins du jardin botanique de	Za.	Province de Zaragossa
JCP	Centre de biologie pyrénéenne, Jaca, E.		
Le.	Province de Lerida		
Lo.	Département de la Lozère		
M	Munich		

Les résultats cytologiques qui ne font pas l'objet d'une discussion détaillée sont consignés dans les tableaux 1 et 2.

Tableau 1. — Espèces pyrénéo-alpiennes ou à aire plus vaste

Numérations originales			Numérations antérieures relatives au domaine alpin ¹	
Taxons	Localités	Témoins	2n	Auteurs ²
<i>Trisetum spicatum</i> (L.) K. Richter subsp. <i>ovipaniculatum</i> Hultén	F., H.-P., Pic du Midi de Bigorre, 2700 m	69-1976	—	
<i>Poa violacea</i> Bellardi	E., León, Mampodre, versant NE, 1500 m	K01763	14	Gervais 1965
	E., Ge., Nuria, S du Pico de Segre, 2550 m	K01765	14	Tombal 1968 in H. ²
	F., P.-O., Cambredase, versant N, 2200 m	K01764	14	
<i>Carex frigida</i> All.	F., H.-P., Port de Campbielh, versant E, 2000 m	K01195	56	Dietrich 1967 in H.
<i>Carex sempervirens</i> Vill.	E., Sa., Picos de Europa, Canal del Vidrio, 2100 m	K01223	30	Dietrich 1967 in H.
<i>Luzula lutea</i> (All.) DC.	F., P.-O., Cambredase, 2650 m	K01791	12	
<i>Luzula spicata</i> (L.) DC.	F., P.-O., Pic Péric, 2400 m	K01805	24	
	AND., Port d'Envalira, 2450 m	K01807	24	
	E., Hu., Turbon, cirque glacière, 2150 m	K01795	24	cf. Favarger 1965a
	F., Gard, Aigoual, versant S, 1500 m	K01800	24	
<i>Lychnis alpina</i> L.	AND., Port d'Envalira, crête S, 2450 m	K00386	24	{ Rohweder 1939 in H., Böcher 1963 in H.
<i>Silene saxifraga</i> L.	F., H.-P., Vallée d'Ossoue, 1600 m		24	
<i>Silene rupestris</i> L.	E., Gr., Sierra Nevada, Picacho de Veleta, versant W, 2600 m	K00369	24	Mattick in Tischler 1950
<i>Silene pusilla</i> Waldst. & Kit.	F., H.-P., SW du cirque de Troumouse, 2100 m	K00367	24	Mattick in Tischler 1950
<i>Cerastium alpinum</i> L.	E., Gr., Sierra Nevada, versant W du Muhlaen, 3100 m	K00156	72	Söllner 1954 in H.
<i>Cerastium arvense</i> L.	F., Gard, Aigoual, versant S, 1500 m	K03096	72	Söllner 1954 in H.
	F., P.-O., Les Albères, Pic Noules, 1250 m	K00172	72	
	F., P.-O., Col de Jau, versant E, 1400 m	K00173	72	
	F., P.-O., Massif du Coronet, E de la Tarène, 1700 m	K00162	72	
	F., P.-O., Puig de la Pelada, 1850 m	K00167	72	
	E., Ge., S du Pico de Segre, 2500 m	K00174	72	
	F., P.-O., Pas de la Case, W du Cirque de Font Nègre, 2400 m	K00176	72	
	AND., Pic de Casamanya, versant E, 2650 m	K00175	72	
	F., H.-P., Tourmalet, versant W, 1800 m	K00177	72	
	F., H.-P., Vallée d'Ossoue, Fontaine de Tapou, 1850 m	K00179	72	
	E., Hu., Peña Oruel, 1700 m	K03097	72	
	E., León, Peña Urbilla, versant SW, 1900 m	K00159	72	
	E., León, Mampodre, versant NE, 1850 m	K00160	72	
	E., León, Peña Urbilla, versant NW, 2000 m	K03101	72	
	E., So., Pico de Urbiñ, versant SE, 1950 m	K00170	72	

¹ Les indications bibliographiques ne sont pas exhaustives. Nous nous contentons de donner les différents nombres chromosomiques décelés dans le domaine alpin. Ainsi lorsque pour une espèce donnée la même valence a été observée par de nombreux auteurs, nous avons renoncé en général à mentionner tous les travaux s'y rapportant. De même, les résultats approximatifs ou sujet à caution ne sont pas rapportés, sauf rares exceptions.

² Dans le but d'alléger la liste des ouvrages consultés (p. 259), nous renvoyons le lecteur pour une partie des références à la bibliographie publiée par Hess & al. (1972) abrégée par H. dans ce tableau.

<i>Cerastium gr. anense</i> L.	E., Za., Moncayo, 1850 m.	K03092	72	
	E., Za., Moncayo, 1900 m.	K03091	36	
	E., Za., Moncayo, 2000 m.	K00169	36	
	E., Te., Peñarroya, 2000 m.	K00166	36	
	E., Te., Javalambre, versant W, 1800 m.	K00171	36	
	E., Av., Sierra de Gredos, E de la Laguna Grande, 2050 m.	K00161	36	
<i>Arenaria multicaulis</i> L.	F., Ar., Liarenti, 1950 m.	K00141	40	
	F., P.-O., Vallée du Galbe, 1850 m.	K00133	40	
	E., Hu., Port de Vénasque, versant S, 2300 m.	K00135	40	
	F., H.-P., Pic du Midi de Bigorre, 2750 m.	K00134	40	
	E., Na., Pic d'Orhy, crête SW, 1900 m.	K00149	40	
	E., León, Mampodre, versant N, 1500 m.	K00145	40	
<i>Minuartia villarii</i> (Balbis) Chenevard ...	E., León, Mampodre, versant N, 1900 m.	K00246	26	
<i>Paronychia polygonifolia</i> (Vill.) DC.	F., Lo., Col de Finiels, versant NW, 1500 m.	K00278	14	
	E., Ge., Massif du Puigmal, Pic du Pas dels Lladres, 2500 m.	K00280	14	
	F., P.-O., Ossèja, 2050 m (J. bot. Versailles)	K00275	14	
	F., P.-O., Font Romeu (J. bot. Liège)	K00274	14	
	F., H.-G., extrémité W du Val d'Esquierry, 2130 m.	K00277	14	
	E., Hu., S de Castanesa, Coll de Espiña	K00279	14	
<i>Telephium imperati</i> L.	E., Hu., Total de Guara, versant S, 1000 m.	K00383	18	
<i>Aconitum anthora</i> L.	F., P.-O., Vallée du Galbe, 1700 m.	K02507	32	
<i>Aconitum lamarkii</i> Reichenb.	E., Ge., Massif du Puigmal, Pic du Pas dels Lladres, 2500 m.	K02512	16	
<i>Aconitum cf. lamarkii</i> Reichenb.	E., Gr., Sierra Nevada, Alcazaba, aval des Siete Lagunas, 2800 m.	K02510	16	
<i>Thalictrum alpinum</i> L.	E., Hu., Turbon, cirque glacière, 2300 m.	K02563	14	
<i>Thalictrum gr. minus</i> L.	F., Va., Ventoux, versant SE, 1450 m.	70-1921	84 + 14	
	F., A.-M., Massif du Mounier, N de la Corte, 1900 m.	K02567	84	
	F., Ar., Liarenti, 2000 m.	68-1961	84	
	F., H.-G., Val d'Esquierry, 1800 m.	K02567	84 + 54 + 18	
<i>Thalictrum minus</i> L. subsp. <i>minus</i>	E., Hu., Turbon, 2490 m.	K02566	42	
	F., P.-A., Col de Tortes, Arbaze, 1500 m.	K02565	84	
	E., Hu., entre les Bords de Castanesa et le Pico de Castanesa, 2100 m.	K02560	82, 83	
	E., León, Loma del Mampodre, 1500 m.	K02559	84	
<i>Thalictrum minus</i> L. subsp. <i>pubescens</i> (Schleicher ex DC.) Rouy & Foucaud)	E., Gr., Sierra Nevada, Dornajo, 2100 m.	K02548	84	
<i>Ranunculus seguieri</i> Vill. subsp. <i>seguieri</i> .	I., Trento, Massif de la Marmolada, NW du Col de San Pellegrino, 2200 m.	72-1709	16	
	F., H.-A., Massif de l'Aurouze, au-dessus de La Cluse, 1300 m.	72-1386	16	
	F., Va., Ventoux, 1800 m (leg. L. Zeltner)		16	
	E., León, Peña Ubifia, versant E, 2200 m.		16	

(Favarger 1960 in H., 1963
1969, Titz 1965 in H.

Favarger 1959, 1962a

Tableau 1. — Espèces pyrénéo-alpines ou à aire plus vaste (suite)

Numérations originales			Numérations antérieures relatives au domaine alpin	
Taxons	Localités	Témoins	2n	Auteurs
<i>Ranunculus alpestris</i> L.	F., H.-P., Vallée d'Ossoue, Vignemale, 2700 m		16	{ Larsen 1954a in H., Mattick in Fischler 1950
	E., Sa., Picos de Europa, Peña Vieja, 2450 m		16	
<i>Ranunculus glacialis</i> L.	F., P.-O., Pic de Font Nègre, 2500 m		16	{ Langlet 1932, Larsen 1954a in H.
	F., H.-P., Vallée d'Ossoue, Vignemale, 2450 m		16	
	E., Gr., Sierra Nevada, Picacho de Veleta, 3300 m (leg. J. Contandriopoulos)		16	
<i>Anemone narcissiflora</i> L.	F., H.-G., Val d'Esquerny, 1700 m	K02517	14	{ Larsen 1954a in H., Baumberger 1970 in H.
<i>Pulsatilla alpina</i> (L.) Delarbre subsp. <i>alpina</i>	E., Hu., Pico de la Garganta de Borau, versant S, 2000 m	K02541	16	{ Rosenthal 1936 in H., Baumberger 1970 in H.
<i>Adonis pyrenaica</i> DC.	E., Ge., Massif du Puigmal, Pic du Pas dels Liadres, 2500 m	K02506	16	
	F., A.-M., Col des Champs (leg. E. Collet)		16	
<i>Aethionema saxatile</i> (L.) R. Br.	Liechtenstein, Plankener Rufe, 900-960 m (leg. H. Seitter)	73-1254	24	Favarger 1971
	Yugoslavie, Insel Lokum bei Dubrovnik, 50-80 m (J. bot. Wrocław)		24	
	I., Palermo, Madonie, Quacella (J. bot. Palermo)	K03250	24	
	I., Palermo, Madonie (J. bot. Palermo)	K00784	48	
	I., L'Aquila, Morrone, versant SW, 1150 m	K00742	48	
	I., L'Aquila, W de Sulmona, Galleria di Carrito, 1100 m	K00782	48	
	I., Macerata, Monti Sibillini, Mte Porche	K00786	48	
	I., Perugia, Forca di Cerro, versant W, 600 m	K00783	48	
	F., Ain, Fort de l'Ecluse (leg. R. Forissier)	K00745	48	
	F., Savoie, Termignon, 1400 m (leg. C. Favarger)	K03246	48	
	F., H.-A., aval de La Grave, 1400 m	K00733	48	
	F., B.-A., aval des Scaffareis, Pont de la Dame Jeanne	K00768	48	
	F., A.-M., Col de Bleyne, 1500 m	K00741	48	
	F., Var, Chaîne de Notre-Dame-des-Anges (J. bot. Liège)	K00746	48	
	F., A.-M., Gourdon, 630 m	K00740	48	
	F., Gard, Gorges du Gardon	K00763	48	
	F., Lo., Vallée de la Jonte, 480 m	K00778	48	
	F., Aveyron, Le Monna (J. bot. Liège)	K00743	48	
	F., Aude, amont d'Usson-les-Bains	K00777	48	
	F., Aude, aval de Salvezines, 600 m	K00776	48	
	E., Hu., Peña de Ornel, 1740 m	K00734	48	
	F., P.-A., Vallée d'Aspe, entre Urdos et Eisaut, chemin de la Mâtre, 730 m	K00764	48	
<i>Petrocelis pyrenaica</i> (L.) R. Br.	F., A.-M., Massif du Mounier, Col de Crous, 2600 m	K01101	14	Favarger 1953 in H.
	F., H.-P., Pic du Midi de Bigorre, 2500 m	70-18		

<i>Kernera saxatilis</i> (L.) Reichenb. in Moessler	14	70-1016	A., Gasbergthal, Wetterstein (J. bot. Innsbruck)	14
	14	K01078	I., Como, Grigna, Tedeschi, 2150 m	14
	14	70-985	CH., Grisons, entre le Lago Bianco et le Pizzo d'Arles, 2300 m	14
	14	K01077	I., Cuneo, Monciolo, 2300 m	14
	14	K01081	E., Hu., Torla, Santa Elena	14
<i>Kernera saxatilis</i> → <i>K. auriculata</i> (Lam.) Reichenb. in Moessler	14	K01080	I., Isère, W du Grand Veymont, 1750 m	14
	14	68-1231	F., P.-O., Vallée du Galbe, 1650 m	14
	14	70-1818	F., H.-G., Val d'Esquierry, 1800 m	14
<i>Alyssum montanum</i> L.	16	K00795	F., Ar., Port de Paillères, versant E, 1800 m	16
	16	K00800	E., Hu., Turbon, 2150 m	16
	16	K00793	E., Hu., Tossal de Guara, 1800 m	16
<i>Alyssum montanum</i> → <i>A. diffusum</i> Ten.	32	K03235	E., Sa., Peña Prieta, NW du Portillo de las Yeguas, 1800 m	32
	32	K00803	E., Sa., Picos de Europa, Peña Olvidada, 1900 m	32
	32, 32 + 1A	K00802	E., León, Peña Ubrina, versant SE, 2200 m	32, 32 + 1A
<i>Alyssum montanum</i> L. subsp. <i>pedemontanum</i> Rupr.	32	K00791	I., Torino, C. della Finestre (J. bot. San Bernardino di Triana)	32
<i>Alyssum cuneifolium</i> Ten.	48	K00818	I., Macerata, Monti Sibillini, Porche, 2100 m	48
<i>Alyssum serpyllifolium</i> Desf.	16	K00813	AND., Pic de Casamanya, 2200 m	16
<i>Saxifraga androsacea</i> L.	66	K03378	A., Gross Glockner, Hohe Tauern	66
	66	73-1260	CH., Grisons, Albulapass, südlich der Passhöhe, 2400-2500 m (leg. H. Seitter)	66
	88	64-218	A., Alpes nord-orientales, Dachstein (J. bot. Linz)	88
	154	73-361	A., Alpes orientales, Eisenerzer Alpen, Reichenstein, 1900-2200 m (J. bot. Graz)	154
	154	69-1713	A., Alpes austro-orientales, N de Villiach, Wollaner Nock, 2000 m (leg. P. Correvon)	154
	206, 214	71-1185	CH., Bern, Schynige Platte, 1900 m (J. bot. Bern)	206, 214
	210, 212	68-34	CH., V.s., Grand Chavalard, versant W, 2350 m	210, 212
	210, 214, 220	K03339	CH., V.s., Val de Moiry, Lac des Autannes, 2700 m	210, 214, 220
	206-212	71-1773	F., B.-A., Les Trois-Évêchés, versant S, 2300 m	206-212
	218	71-1775	F., Cantal, Puy Mary, Pas de Roland	218
	210	68-48	F., P.-O., Cambredase, 2600 m	210
<i>Potentilla brauniana</i> Hoppe in Sturm	14	K02613	F., H.-A., Queyras, Lac Sainte-Anne	14
	14	K02602	AND., Pic de Casamanya, 2500 m	14
	14	K02612	E., Hu., Soud Blanc des Espézières, versant SE, 2600 m	14
	14	K02614	E., Hu., Pico de la Garganta de Borau, 2450 m	14
	14	K02615	E., Sa., Picos de Europa, Jou Sin Tierr, 1800 m	14
<i>Potentilla fruticosa</i> L.	14	K02615	F., A.-M., Haut Boréon, Lac des Sagnes, 2200 m (leg. P. Correvon)	14
	14	68-1383	F., Ar., Laurenti, 1970 m	14
	14	K02616	F., P.-A., versant E de l'Aubisque, Arbaze, 1380 m	14
<i>Potentilla nivalis</i> Lapeyr.	14	K02617	F., P.-O., Vallée de Planès, 2200 m	14
	14	K02619	E., León, Peña Ubrina, au-dessus de Torre Barrio, 1900 m	14

Küpfer 1972b

Favarger 1965a

Mattick in Tischler 1950

Tombal 1969, Ritter 1972b

Tableau 1. — Espèces pyrénéo-alpiennes ou à aire plus vaste (suite)

Numérations originales			Numérations antérieures relatives au domaine alpin		
Taxons	Localités	Témoins	2n	Auteurs	
<i>Trifolium thalii</i> Vill.	E., Sa., Picos de Europa, Jou Sin Tierri, 1960 m		16		
<i>Lotus alpinus</i> (DC.) Schleicher ex Ramond	F., Ar., Laurenti, 2200 m	K02098	12	Bleier 1925 in H.	
	F., P.-O., Pic Péris, versant S, 2450 m	K02099	12	{ nombreux auteurs, cf. Hess & al.	
	F., H.-P., Soum des Salètes, 2700 m	K02096	12	{ 1970, 1972	
	F., H.-P., Petit Pic de Tapou, Vallée d'Ossoue, 2550 m	K02095	12		
<i>Lotus corniculatus</i> L.	E., Sa., Picos de Europa, Jou Sin Tierri, 1940 m	K02101	24	{ nombreux auteurs, cf. Hess & al.	
<i>Astragalus sempervirens</i> Lam. subsp. <i>sempervirens</i>	F., P.-O., Cambredase, versant W, 2500 m	K01982	16	{ 1970, 1972	
	F., P.-O., entre la Portelle d'Orlu et le Pic de Terre, 2300 m	K01981	16	Ledingham & Reyer 1963 in H.	
<i>Astragalus sempervirens</i> Lam. subsp. <i>muticus</i> (Pau) Rivas Goday & Borja	E., Te., Sierra de Javalambre, versant W, 1900 m	K01979	16		
<i>Astragalus monspessulanus</i> L. subsp. <i>mons-pessulanus</i>	F., P.-O., Cambredase, versant W, 2400 m	K01975	16		
<i>Astragalus vesicarius</i> L. subsp. <i>vesicarius</i>	E., Gr., Sierra Nevada, Dornajo, 2100 m	K01954	16	Guinochet & Logeais 1962	
<i>Astragalus australis</i> (L.) Lam.	F., P.-O., Puig de la Pelade, versant SE, 1900 m	68-486	32		
	F., P.-O., Cambredase, 2400 m	K01964	32	Guinochet & Logeais 1962	
	AND., Pic de Casamanya, 2200 m	K01966	32	Favarger 1959, 1965a, 1969	
	E., Hu., Pico de Castanesa, versant NW, 2780 m	K01962	32		
<i>Astragalus alpinus</i> L. subsp. <i>alpinus</i>	F., P.-O., Cambredase, 2600 m	K01960	16		
	F., H.-P., Port de Campolinh, versant E, 2400 m	K01959	16	Favarger 1959, 1965a	
	E., Hu., Pico de Castanesa, versant NW, 2800 m	K01961	16		
<i>Oxytropis pyrenaica</i> Godron & Gren.	AND., Pic de Casamanya, 2600 m	K02136	16		
	F., H.-P., Vallée d'Ossoue, Petit Vignemale, 2500 m	K02137	16	Favarger 1959	
	E., Sa., Picos de Europa, Jou Sin Tierri, 1950 m	K02135	16		
<i>Lathyrus montanus</i> Bernh.	F., H.-G., Val d'Esquerry, 1700 m	K02093	14		
<i>Lathyrus laevigatus</i> (Waldst. & Kit.) Gren. subsp. <i>occidentalis</i> (Fischer & C. A. Meyer) Breistr.	F., H.-G., Val d'Esquerry, 1700 m	K02092	14		
<i>Linum perenne</i> L. subsp. <i>alpinum</i> (Jacq.) Ockendon	AND., Pic de Casamanya, 2200 m		18	Ockendon 1968, 1971	
	E., León, Peña Ubiña, versant E, 2100 m		18		
	F., H.-G., Val d'Esquerry, 2000 m		36		
<i>Primula hirsuta</i> All.	F., Hu., Port de Boucharo, versant S, 2200 m	K02480	62	{ 62, 63, 64, 67	
				Wanner 1943 in H.	
				Kress 1963 in H.	

<i>Primula latifolia</i> Lapeyr.	F., P.-O., Cambredase, 2600 m	K02479	64	64, 65, 66, 67	Kress 1963 in H.
<i>Androsace villosa</i> L.	E., Hu., Torla, versant E du Litro, 1700 m	K02472	20	20	{ Bonnet & Roussine 1957, Favarger 1958 in H., Ritter 1972b
	E., Sa., Picos de Europa, Jou Sin Tierri, 1950 m	K02473	20		
<i>Gentiana alpina</i> Vill.	E., Gr., Sierra Nevada, Picacho de Valeta, 3150 m	K01383	36	36	Favarger 1949c in H.
<i>Gentiana lutea</i> L.	E., León, Sierra de Cabrera, au-dessus du Lago de la Baña, 1750 m	K01399	40		
<i>Myosotis alpestris</i> F. W. Schmidt	E., Hu., Pico de Castañesa, 2750 m	70 1840	24	(24, 48, 72, 70	Grau 1964 in H.
	E., Sa., Picos de Europa, W de la Peña Vieja, Los Pozos, 1950 m		24	(24, 48	Blaise & Roux 1971 in H.
<i>Teucrium montanum</i> L.	Pologne, Pienniy-Sokolica (J. bot. Wroclaw)	K01879	26	26	Küpfér 1969, Ritter 1973
	A., Hainburg, 200-400 m (J. bot. Vienne)	69-807	26		
	CH., V.s., Branson, 450 m	K01884	26		
	F., B.-A., Cavolle, versant N, 1100 m	K01891	26	26 + 18	
	F., A.-M., Col de Turini, versant W		26		
	F., P.-A., Aubisque, 1350 m (J. bot. Rouen)	69-154	26		
<i>Scutellaria alpina</i> L.	E., Gr., Sierra Nevada, Alcazaba, S des Siete Lagunas, 2800 m	K01829	22	22	{ Favarger 1959, Zickler 1968 in H.
	F., P.-O., Portelle d'Orlu, 2250 m	K01828	22		
<i>Sideritis hyssopifolia</i> L. s. amplo	E., Drôme, S du tunnel de Rousset	K01837	30		
	F., Ar., Port de Puilhères, 1850	K01855	30 + 18		
	F., P.-O., Massif du Puigmal (J. bot. Versailles)	72-882	30 + 38		
	F., P.-O., Vallée d'Eyne (J. bot. Rouen), 1850 m	K01840	30		
	F., P.-O., Vallée d'Eyne, 2000	K01853	30		
	E., Ge., Puig d'Alp, versant NE, 2000 m	K01834	28		
	E., Gr., Val d'Aran, Puerto de la Bonaigua, versant W, 1600 m	K01846	32		
	E., Hu., Port de Vénasque, 2300 m	K01862	32, 32 + 38		
	E., H.-P., Gavarnie, 1400 m	K01894	30		
	E., Hu., Torla, versant E du Litro, 1700 m	K01865	30 + 18		
	E., León, Peña Ubilla, 2000 m	K01870	34		
<i>Hominium pyrenaicum</i> L.	E., Hu., S du Pico de la Garganta de Borau, 1980 m	K01811	12	12	Favarger 1953 in H.
<i>Veronica prostrata</i> L. s.l.				16, 32	Brandt 1961 in H.
<i>Veronica prostrata</i> L. subsp. <i>scheererii</i> Brandt	E., Hu., Pico de la Garganta de Borau, 2280 m		32		
<i>Veronica aphylla</i> L.	E., Sa., Picos de Europa, Jou Sin Tierri, 1950 m	K02901	18		Brandt 1952 in H.
<i>Veronica fruticulosa</i> L.	E., Ge., Massif du Puigmal, Pic du Pas dels Liadres, 2550 m	K02939	16		
<i>Veronica fruticans</i> Jacq.	F., P.-O., Crête W du Pic de Font Nègre, 2550 m	K02937	16	16	{ Mattick in Tischler 1950, Larsen 1954a in H., Fischer 1969
	E., Za., Moncayo, 2180 m	K02940	16		
	E., Gr., Sierra Nevada, W du Corral de Veleta, 3200 m	K02943	16		
<i>Veronica alpina</i> L.	Frontière franco-andorrane, Sources de l'Arriège, 2400 m	K02899	18	18	{ Favarger 1949 in H., Mattick in Tischler 1950, Larsen 1954a in H., Fischer 1969

Tableau 1. — Espèces pyrénéo-alpiennes ou à aire plus vaste (fin)

Numérations originales				Numérations antérieures relatives au domaine alpin	
Taxons	Localités	Témoins	2n	2n	Auteurs
<i>Scrophularia juratensis</i> Schleicher	CH., Neuchâtel, Creux du Van, 1100 m	K02861	24	24, 26	Vaarama & Hiirsalmi 1967 in H.
	I., Macerata, Monti Sibillini, Porche, 1900 m	K02851	24		
	F., B.-A., Col de Vars, 2100 m	K02859	24		
	F., A.-M., Massif du Mounier, Col de Croux, 2000 m	K02858	24		
	F., H.-P., Port de Campbrellh, versant NE	68-1126	24		
	E., Hu., N de Jaca, Collado de la Magdalena, 2050 m	K02862	24 + 8 à 128		
<i>Pedicularis verticillata</i> L.	F., P.-O., Mt-Louis, La Liagone, 1700 m	K02843	12	12	Favarger 1953 in H., 1969
	AND., Pic de Casamanya, 2400 m	K02837	12		
<i>Pedicularis foliosa</i> L.	E., Somiedo, Lagos de Salicencia, N de la Cueva, 1640 m	K02849	16	16	{ Witsch 1932 in H., Mattick in Tischler 1950
<i>Pedicularis comosa</i> L.	F., P.-O., Puig d'Escoutou, 1700 m	K02836	16		
<i>Carduus gr. defloratus</i> L.					
<i>Carduus carlineaeifolius</i> Lam.	E., Hu., Peña de Oroel, crête E, 1700 m	K00452	22 + 24	18, 20, 21,	Favarger 1957
	E., Hu., Tozal de Guara, versant S, 1850 m	K00453	22 + 1A	22, 23, 24	Urbanska-Worytkiewicz in Love 1968
<i>Jurinea humilis</i> (Desf.) DC.	E., Hu., Turbon, 2490 m	K00548	34		
	E., Sa., Picos de Europa, Peña Olvidada, versant SW, 1900 m	K00553	34		
	E., Ma., Sierra de Guadarrama, Peñalara, 2250 m	K00547	34		
	E., Gr., Sierra Nevada, SE du Muhlaen, El Chorillo, 2900 m	K00551	34		
<i>Graphalium supinum</i> L.	F., P.-O., Cambredase, versant N, 2300 m	K00530	28		
<i>Leontopodium alpinum</i> Cass.	E., Hu., Soum Blanc des Espacières, versant S, 2550 m	K00571	48	c. 48	Favarger 1957
	F., H.-P., cirque d'Estrabé, 1900 m	K00569	48	52	Urbanska-Worytkiewicz in Love 1968
	I., Cuneo, Mongioie, 2300 m	K00573	48		
	CH., Grisons, Alps Stretta, 2800-2900 m	67-557	50		
<i>Anthemis gr. montana</i> L.	I., L'Aquila, Morrone, crête NW, 2000 m	K00411	36		
	I., L'Aquila, Gran Sasso, Portella, 2150 m	K00408	36		
<i>Anthemis montana</i> L. subsp. <i>carpathica</i> Waldest. & Kit. ¹	F., A.-M., Haut-Boréon, sous le refuge de Cougourde, 1950 m	K00423	36		
	F., P.-O., Col Midja, 2400 m	68-1429	36		
	AND., Pas de la Case, 2230 m	K00422	36		

¹ La taxonomie infraspécifique du limnén *Anthemis montana* que nous avons adoptée ici est empruntée à Rouy (1903); elle nous paraît toutefois bien insuffisante.

<i>Anthemis montana</i> L. subsp. <i>saxatilis</i> DC.	F., H.-P., Pic du Midi de Bigorre, 2350 m	K00420	54		
<i>Artemisia mutellina</i> Vill.	E., Sa., Peña Prieta, Portillo de las Yeguas, 2000 m	K00418	66, 68, 70		
<i>Artemisia petrosa</i> Baumgartner	F., Hérault, Espinouze, 1000 m	K00414	35, 36, 37, 38, 39		
	F., Ar., Laurenti, 1900 m	K00437	36		Favarger 1965a
	F., H.-P., Pic du Midi de Bigorre, 2800 m	K00440	36		
	F., H.-P., Vallée d'Ossoue, Petit Pic de Tapou, 2750 m	K00439	36		
	F., A.-M., Haut-Boréon, entre le Lac des Sagnes et le Lac de l'Agnel, 2500 m	K00441	18		
	F., Ar., Laurenti, 1850 m	K00443	18		
	F., H.-P., Pic du Midi de Bigorre, 2750 m	K00445	18		
	F., H.-P., Vallée d'Ossoue, Vignemale, crête de la Hourquette, 2800 m	K00444	18		
	Roumanie, Monte Bucegi (J. bot. Cluj)	70-1201	18		
	I., L'Aquila, Gran Sasso, Portella, 2300 m	71-1572	18		
<i>Crepis pygmaea</i> L.	I., L'Aquila, Gran Sasso, Portella, 2150 m		12		(Babcock 1947 in H., Favarger 1948 in H., Delay 1970a in H.
<i>Crepis blattarioides</i> (L.) Vill.	F., H.-P., Pic du Midi de Bigorre, 2300 m	K00486	12		
	F., H.-G., Val d'Esquierry, 1700 m	K00482	8		Delay 1970a in H.

Tableau 2. — Taxons orophiles d'Europe austro-occidentale vicariants ou pseudovicariants d'espèces alpines ou pyrénéennes

Taxons	Localités	Témoins	2n
<i>Luzula hispanica</i> Chrtek & Křisa	E., Gr., Sierra Nevada, W de la Laguna Caldera, 3100 m	K01790	24
<i>Fritillaria pyrenaica</i> L.	E., Ov., Cueto de Arbas, versant E, 1850 m	K02308	24
<i>Gagea nevadensis</i> Boiss.	E., Gr., Sierra Nevada, Picacho de Veleta, Laguna de las Yeguas, 3050 m	K02313	36
<i>Crocus nevadensis</i> Amo & Campo	E., Gr., Sierra Nevada, au-dessus du Dornajo, 2250 m	68-525	30
<i>Silene foetida</i> Link ex Sprengel	E., León, Sierra de Cabrera, Picon, versant SW, 1970 m	K00296	24
<i>Silene macrorrhiza</i> Gay & Durieu ex Lacaita	E., Ov., Cueto de Arbas, 1900 m	K00294	24
<i>Minuartia recurva</i> (All.) Schinz & Thell. subsp. <i>jurensis</i> (Willd. ex Schlecht.) Mattf.	F., P.-O., E du Pic de Font Nègre, 2550 m	K00222	30
<i>Aquilegia pyrenaica</i> DC. in Lam. & DC.	E., Ba., Peguera, versant N, 1900 m	70-1822	14
	E., Hu., Soum Blanc des Espicères, versant S, 2300 m	K02531	14
	F., H.-P., Vallée de Pouey Aspé, Col des Sarradets, 1980 m	K02530	14
<i>Aquilegia discolor</i> Levier & Leresche	E., Sa., Picos de Europa, W de la Peña Vieja, Los Pozos, 1800 m	K02522	14
<i>Aquilegia guarensis</i> Losa	E., Hu., Tozal de Guara, versant N, 1950 m	K03331	14
<i>Aquilegia cazorlensis</i> Heywood	E., Jaén, Sierra del Pozo, Cerro Cabañas, 1950 m	K02525	14
<i>Anemone pavoniana</i> Boiss.	E., Pa., Peña Redonda, versant N, 1650 m	K03332	16
<i>Kernera boissieri</i> Reuter in Boiss. & Reuter	E., Gr., Sierra de la Sagra, versant NW, 2100 m	K01083	14
<i>Aethionema monospermum</i> R. Br. subsp. <i>monospermum</i> (incl. <i>A. pyrenaicum</i> Bout.)	E., Hu., NE de Barbastro, aval du barrage de Barasona, 400 m	K00736	24
	E., Le., Puerto de la Bonaigua, versant W, 1900 m	K00762	24
<i>Aethionema cf. monospermum</i> R. Br. subsp. <i>monospermum</i>	E., Pa., Peña Redonda, versant N, 1850 m	K00752	24
<i>Aethionema monospermum</i> R. Br. subsp. <i>ovalifolium</i> (DC.) Rothm.	E., Gr., Sierra Tejeda, Maroma, versant N, 1860 m	K01953	24
	E., Gr., Sierra Nevada, au-dessous de l'auberge universitaire, 2350 m	K00759	24
	E., Jaén, Sierra del Pozo, Cerro Cabañas, 1950 m	K00758	24
	E., Gr., Sierra de la Sagra, éboulis NW, 2250 m	K00757	24
	E., Al., entre Velez Rubio et Velez Blanco, NE de El Maimon, 1750 m	K00755	24
	E., Hu., Tozal de Guara, versant S, 2000 m	K00754	24
	E., Hu., Ordesa, S. Elena, 1180 m	K00753	24

<i>Iberis contejanii</i> Billot	E., Hu., Turbon, versant SE, 2400 m.	K00737	24
<i>Iberis intermedia</i> Guersent subsp. <i>prostii</i> (Soyer-Willemet ex Godron) Rouy & Fouc.	F., Doubs, Mandeure (leg. J. L. Richard)	K01011	18
<i>Iberis intermedia</i> Guersent subsp. <i>timeroyi</i> (Jordan) Rouy & Fouc.	F., Hérault, Causse Noir, entre St-Jean-de-Balme et Montpellier-le-Vieux (J. bot. Versailles)	K01008	18
<i>Iberis leptophylla</i> Jordan	F., Drôme, S du tunnel de Rousset	K01009	18
<i>Iberis linifolia</i> Loeffl. subsp. <i>welwitschii</i> (Boiss.) Franco & P. Silva	F., Bouches-du-Rhône, Aillauch (J. bot. Liège)	K01108	18
<i>Iberis lagascana</i> DC.	F., Hérault, entre Bédarieux et Carlencas, 400 m	K01110	18
<i>Iberis petraea</i> Jordan	Portugal, environs de Azeitao Junho (J. bot. Lisbonne)	K01015	14
<i>Iberis cf. petraea</i> Jordan	E., Gr., Sierra de la Sagra, 1700 m	K01024	14
<i>Iberis tenoreana</i> DC.	E., Al., entre Velez Rubio et Velez Blanco, NE de El Maimon, 1750 m	K01072	14
<i>Iberis ciliata</i> All.	E., Jaén, Sierra del Pozo, Cerro Cabañas, 1950 m.	K01070	14
<i>Iberis spathulata</i> J. P. Bergeret	E., Hu., Collado de la Magdalena, Val de l'Estarron, 2100 m	K01026	14
<i>Iberis pinnata</i> L.	E., Sa., Picos de Europa, Collado de la Canalona, 2450 m.	K01023	14
<i>Draba dedeana</i> Boiss. & Reuter subsp.	E., León, Peña Ubiña, versant SE, 1950 m	70-48	14
<i>Draba dedeana</i> Boiss. & Reuter subsp.	I., L'Aquila, N de Sulmona, Morrone, 900 m	K01059	14
<i>Draba dedeana</i> Boiss. & Reuter subsp.	I., L'Aquila, N de Sulmona, Morrone, 1400 m	K01060	14
<i>Draba subnivalis</i> Br.-Bl.	F., A.-M., Plan du Var, 485 m (leg. P. Correvon)	72-1495	14
<i>Draba subnivalis</i> Br.-Bl.	F., B.-A., aval des Scaffares, Pont de la Dame Jeanne	K01014	14
<i>Draba subnivalis</i> Br.-Bl.	E., Hu., Castanesa, versant S de la Sierra Negra, 2550 m.	K01033	14
<i>Draba subnivalis</i> Br.-Bl.	F., B.-A., Préalpes de Digne, entre Barles et Verdache	K01043	14
<i>Draba subnivalis</i> Br.-Bl.	E., Vizcaya, El Gorcea, Aldamin, 1270 m	K00935	32
<i>Draba subnivalis</i> Br.-Bl.	E., Te., crête entre le Peñarroya et Los Monegros, 1900 m	K00948	32
<i>Draba subnivalis</i> Br.-Bl.	F., Ar., Port de Pailhères, 1950 m	K00917	32
<i>Draba subnivalis</i> Br.-Bl.	E., Hu., Turbon, Ermita de San Antonio, 1350 m	K00900	20
<i>Draba subnivalis</i> Br.-Bl.	E., Hu., Turbon, versant SE, 2400 m.	K00897	20
<i>Draba subnivalis</i> Br.-Bl.	AND., Pic de Casamanya, Costa del Pou, 2500 m.	K00897	20
<i>Draba subnivalis</i> Br.-Bl.	F., A.-M., Mt Mounier, 2550 m	K00895	20
<i>Brassica repanda</i> (Willd.) DC. subsp. <i>repanda</i>			

Tableau 2. — Taxons orophiles d'Europe austro-occidentale vicariants ou pseudovicariants d'espaces alpiennes ou pyrénéennes (fin)

Taxons	Localités	Témoins	2n
<i>Brassica repanda</i> (Willd.) DC. cf. subsp. <i>confusa</i> (Emberger & Maire) Heywood	E., Gr., Sierra Nevada, Trevenque, 1900 m	K00898	20
	E., Jaén, Sierra del Pozo, Cerro Cabañas, 1970 m.	K00899	20
<i>Brassica repanda</i> (Willd.) DC: subsp. <i>nudicaulis</i> (Lag.) Heywood	E., Te., entre Linares et Linares de Mora, 1650 m	K00896	20
<i>Saxifraga italica</i> D. A. Webb	I., L'Aquila, Gran Sasso, Corno Grande, 2300 m		66
<i>Anthyllis tejedensis</i> Boiss.	E., Gr., Sierra Tejeda, Maroma, versant N, 1860 m	K01953	14
	E., Gr., Sierra Nevada, Trevenque, versant SE, 1950 m	K01954	14
<i>Geranium cinereum</i> Cav.	F., H.-P., Vallée d'Ossoue, Petit Pic de Tapou, 2500 m	K01433	28
	E., Na., Pic d'Orhy, crête SW, 1900 m	K01434	28
	E., Jaén, Sierra del Pozo, Cerro Cabañas, 1950 m	K01431	28
<i>Geranium cazorlense</i> Heywood	E., Sa., Sierra de Cordel, versant S, 1900 m	K01438	28
<i>Geranium subargenteum</i> Lange in Willk. & Lange	F., P.-O., Serra de Maury, 2300 m	K02460	38
<i>Androsace carnea</i> L. subsp. <i>rosea</i> (Jordan & Fourr.) Rouy	F., P.-O., Col Midja, 2400 m	K02498	40
<i>Vitaliana primuliflora</i> Bertol. subsp. <i>canescens</i> O. Schwarz	F., H.-P., Soum des Salètes, 2700 m	K02492	40
	F., H.-P., Petit Pic de Tapou, 2600 m	K02491	40
<i>Vitaliana primuliflora</i> Bertol. subsp. <i>assoana</i> Lainz	E., Gr., Sierra Nevada, W de la Laguna Caldera, 3100 m	K02494	40
<i>Lithodora diffusa</i> (Lag.) I. M. Johnston subsp. <i>diffusa</i>	E., Sa., Picos de Europa, Peña Olvidada, 1950 m	K00009	16
<i>Lavandula angustifolia</i> Miller subsp. <i>pyrenaica</i> (DC.) Guinea	F., P.-O., Vallée de Llo, 1850 m	K01816	50
<i>Lavandula lanata</i> Boiss.	E., Gr., Sierra Nevada, Dornajo, 2000 m	K01818	50
<i>Lavandula latifolia</i> Medicus	Portugal, provenance naturelle (J. bot. Coimbra)	K01813	50
<i>Veronica ponaë</i> Gouan	F., Ar., Llaurenti, 2000 m	68-1381	54
	AND., Pic de Casamanya, versant SE, 1950 m	K02925	54
	F., H.-G., Port de Vénasque, 1800 m	K02923	54
<i>Veronica aragonensis</i> Stroh	E., Hu., Tozal de Guara, versant S, 1850 m	K02887	32

<i>Pedicularis asparagoides</i> Lapeyr.	E., Hu., Turbon, versant E, 2240 m	K02892	32
<i>Pedicularis pyrenaica</i> Gay	E., Gr., Sierra de la Sagra, versant NE, 2300 m	K02890	32
<i>Asperula hexaphylla</i> All.	F., P.-O., Les Albères, Pic Noulos, 1250 m	K02848	16
<i>Artemisia gabiellae</i> Br.-Bl.	E., Sa., Picos de Europa, W du refuge d'Aliva, 1700 m	K02850	16
	F., A.-M., St-Dalmas de Tende, 720 m (leg. P. Correvon)	72-1454	22
	F., P.-O., crête entre le Cambredase et la Tour d'Eyne, 2600 m.	K00430	36



Fig. 1. — Liste des principales localités citées dans le texte.

Discussion

***Anthoxanthum odoratum* L., s.l., Sp. Pl.: 28. 1753.**

F., P.-O., Puig d'Escoutou, versant sud-est, 1350 m, $n = 10$.

F., P.-O., Vallée d'Eyne, versant sud-ouest du Cambredase, 2450 m, $n = 10$.

E., León, Peña Ubiña, versant ouest du Puerto de Tuiza, 1650 m, (70-53), $n = 10$.

E., Gr., Sierra Nevada, Corral de Veleta, 3200 m, (NEU K01470), $n = 10$.

Peu de Phanérogames ont suscité un tel courant d'intérêt et autant d'études cytogéographiques, taxonomiques et génétiques. Les résultats très fragmentaires que nous donnons ne justifient pas une révision complète de l'abondante bibliographie consacrée à cette espèce collective (cf. Bolkhovskikh & al., 1969). Nous nous contenterons de situer nos résultats par rapport aux travaux les plus importants et en particulier aux études réalisées dans les Alpes et les Pyrénées.

Les premiers travaux de cytologie relatifs à l'*A. odoratum* ont révélé l'existence de deux valences chromosomiques. Dès lors, l'accent a été mis sur l'inventaire des populations diploïdes et tétraploïdes ainsi que sur la comparaison morphologique et écologique des deux sippes. Si l'on s'en tient au domaine européen, le diploïde a été décelé dans les pays nordiques, Norvège, Suède, Islande, et dans les montagnes du centre de l'Europe: Alpes, Carpathes et Sudètes. Plus récemment Teppner (1970) l'a retrouvé dans les Balkans. Quant au tétraploïde dont la distribution presque continue offre un caractère plus ou moins synanthropique, il a été signalé dans la plupart des pays européens. Se fondant sur les données cytologiques et sur quelques différences morphologiques, Löve & Löve (1948) ont scindé l'*A. odoratum* en deux espèces distinctes, l'*A. odoratum* s.str. correspondant à la sippe tétraploïde et l'*A. alpinum* recouvrant le diploïde. Les mêmes auteurs reconnurent en 1968 l'identité de leur *A. alpinum* avec un taxon diploïde du Japon, décrit en 1926 par Honda, l'*A. nipponicum*, dont le binôme devrait être substitué en conséquence à l'*A. alpinum* en vertu du principe de l'antériorité. Dans les Alpes, Favarger (1962b) montra que les deux espèces se comportaient comme des pseudo-vicariants altitudinaux, l'*A. alpinum* occupant les étages subalpin et alpin alors que son taxon de substitution, tétraploïde, restait cantonné aux altitudes inférieures. L'intrusion de l'*A. odoratum* dans le domaine de l'*A. alpinum* était imputée aux facteurs anthropozoogènes (Favarger, l.c.). Enfin, la parenté morphologique étroite des deux espèces et la découverte de multivalents à la méiose du tétraploïde laissèrent penser que l'*A. odoratum* dérivait par autopolyploidie de l'*A. alpinum*.

Si la situation paraissait claire, elle a pourtant été remise en question par les travaux plus récents, qui n'arrivent d'ailleurs pas toujours aux mêmes conclusions. Cependant les divergences, somme toute mineures, tiennent plus à des différences d'interprétations qu'à des résultats contradictoires. Les progrès les plus sensibles ont été réalisés grâce à une étude plus soignée des caryogrammes.

- Jones (1964) poursuivant l'étude expérimentale ébauchée par Borril (1963) admet, en dépit de la présence de multivalents chez le tétraploïde, que l'*A. odoratum* s.str. est un allotétraploïde issu du croisement de deux espèces diploïdes. Les partenaires présumés seraient l'*A. alpinum*, espèce vivace, et des espèces

annuelles (*A. puelii* Lecoq & Lamotte, *A. ovatum* Lag.), voire une plante de Crète, diploïde et indéterminée. L'amphidiploïde expérimental obtenu par croisement des *A. alpinum* et *A. ovatum* suivi d'un redoublement du nombre chromosomique par traitement à la colchicine a, selon Jones, un phénotype et un comportement à la méiose très semblables à ceux de l'*A. odoratum* tétraploïde. Jones voit dans ses résultats un argument de plus en faveur de l'indépendance taxonomique des *A. odoratum* et *A. alpinum*.

- Les travaux les plus récents de I. Hedberg (1967, 1970) reposent essentiellement sur une comparaison attentive des caryogrammes et sur des croisements entre les races diploïde et tétraploïde. L'auteur suédoise a reconnu chez l'*A. odoratum* deux caryotypes très distincts dont le plus répandu (désigné comme caryotype I) ne peut pas être interprété comme résultant de l'addition de quatre garnitures haploïdes de l'*A. alpinum*. Ses conclusions rejoignent en cela les observations de Jones (l.c.). En revanche, Hedberg a décelé dans les Alpes valaisannes (CH., Morgins, 1800 m) plusieurs individus dont le caryogramme (caryotype II) indique sans ambiguïté qu'ils sont le produit d'une autotétraploïdie récente. Morphologiquement il n'est pas possible de les distinguer de l'*A. alpinum* diploïde. D'autre part, étudiant deux types de triploïdes naturels, les uns hybridogènes (*A. odoratum* $4x \times A. alpinum$ $2x$), les autres issus de la conjugaison de gamètes réduit et non réduit de l'*A. alpinum*, Hedberg a montré que si leur stérilité est prononcée, elle n'est pas absolue, leurs descendants les plus fréquents étant à $2n = 20$ et $2n = 15$. Si l'on ajoute à cela que les autotétraploïdes d'*A. alpinum* sont selon toute probabilité susceptibles de s'hybrider avec le tétraploïde le plus courant (*A. odoratum*), on doit admettre qu'en dépit de la différence de nombres chromosomiques des échanges de gènes, voire une véritable introgression, peuvent intervenir dans certaines populations mixtes des *A. alpinum* et *A. odoratum*. De ses diverses observations Hedberg conclut: "thus it seems highly probable that autopolyploidy has played an important role in the genesis of tetraploid *A. odoratum*". L'auteur suédoise admet en effet que le caryotype II a donné naissance au caryotype I par des changements structuraux. Enfin, à propos du statut taxonomique des deux races, elle indique: "it is not possible to maintain the diploid as a separate species".
- La position de Teppner (1970) est encore plus nuancée. Au point de vue taxonomique, il ne partage pas l'opinion de Hedberg puisqu'il affirme: "*A. alpinum* ist morphologisch deutlich vom tetraploiden *A. odoratum* verschieden". En revanche, il confirme l'existence d'un autotétraploïde dérivé de l'*A. alpinum* sur du matériel provenant du Cantal où cependant le diploïde n'a pas encore été décelé. Sans nier le rôle des facteurs anthropozoogènes dans la dissémination de l'*A. odoratum*, Teppner pense que certaines populations alticoles rapportées dans les travaux antérieurs à l'*A. odoratum* sur la base de leur nombre tétraploïde appartiennent peut-être à l'*A. alpinum* autotétraploïde. Mais l'aspect le plus intéressant du travail de Teppner réside dans la découverte de sippes diploïdes affines de l'*A. odoratum* s.str. et cela en de nombreuses localités italiennes et balkaniques de basses altitudes. Il en conclut "die nicht sehr wahrscheinliche Beteiligung der abgeleiteten annualen Sippen an der Entstehung des perennierenden *A. odoratum* muss nicht mehr angenommen werden, da es im Formenkreis von *A. odoratum* selbst genügend perennierenden Diploide gibt". Il est

cependant juste de reconnaître que Böcher avait déjà pressenti ce résultat en 1961.

L'intérêt suscité par les travaux consacrés à *A. odoratum* s.l. dans le domaine alpin en particulier, nous a incité à observer dans les Pyrénées le comportement morphologique et cytologique de cette espèce collective. L'existence d'une sippe diploïde paraissait d'emblée très hypothétique puisque différentes numérations de Böcher (1961) sur des plantes récoltées entre 650 et 1800 m en plusieurs localités pyrénéennes ou cantabriques rapportaient toutes le nombre $2n = 20$. La même valence tétraploïde a d'ailleurs été trouvée par Fernandes & Queiros (1969) et par Teppner (1970) sur des populations du nord et du centre du Portugal. L'auteur autrichien mentionne aussi le même résultat pour des populations pyrénéennes dont il ne précise cependant pas l'origine exacte.

Dans les Pyrénées, contrairement à ce qui se passe dans les Alpes, *A. odoratum* s.l. ne participe que très rarement au cortège floristique de groupements alpins et s'il monte parfois jusqu'à quelque 2500 m, c'est en général pour s'intégrer à des pelouses bénéficiant de conditions stationnelles privilégiées favorisant l'intrusion d'éléments planitiaires. L'association à *Festuca paniculata* et *Hieracium hoppeanum* (Braun-Blanquet, 1948) où a été prélevé l'échantillon de la Vallée d'Eyne (2450 m d'altitude) répond précisément à de telles conditions. En revanche, aux étages montagnard et subalpin, *A. odoratum*, indifférent au substratum, est très constant dans toutes les pelouses mésohygrophiles à mésoxérophiles.

La morphologie de la Flouve odorante, dans toutes les stations pyrénéennes où nous l'avons observée, ne varie guère et semble répondre partout à la définition de *A. odoratum* s.str. Les quelques sondages cytologiques que nous avons effectués confirment cette impression. Ainsi, alors que dans les Alpes *A. alpinum* est toujours largement représenté des Alpes maritimes à l'extrémité orientale de la chaîne, il semble exclu des Pyrénées ou très rare, au moins sous sa forme diploïde. Quant à la sippe autotétraploïde, sa présence dans le Cantal pourrait suggérer qu'elle s'avance jusque dans les Pyrénées. Cependant si l'on en croit Teppner (l.c.), elle ne diffère pas notablement pas son habitus de *A. alpinum* diploïde. De plus, les observations réalisées par cet auteur dans la chaîne pyrénéenne semblent démontrer qu'il s'agit bien de *A. odoratum* s.str. Il convient cependant de signaler que dans un travail récent, Löve & Löve (1968), se fondant sur leurs observations non publiées, indiquent la sippe diploïde dans les Pyrénées. La question reste donc ouverte.

En ce qui concerne le sud de l'Espagne, il n'est pas possible de tirer des conclusions de l'unique donnée cytologique relative à la population névadéenne, tétraploïde, que nous avons étudiée. Elle appelle cependant quelques remarques. A première vue, la présence de la Flouve odorante à une altitude aussi élevée (3200 m) ne semble pas devoir être considérée comme un apport récent dû à l'activité humaine ou au bétail, car dans sa station du Veleta, *A. odoratum* croissait dans une nardaie très naturelle que sa localisation particulière sur un versant abrupt dominant le Corral de Veleta mettait à l'abri du pacage par les ovins. Outre le *Nardus stricta* qui formait un tapis continu, les espèces compagnes étaient les *Anthericum baeticum*, *Leontodon microcephalum*, *Botrychium lunaria*, *Festuca rubra* var. *iberica*, *Agrostis nevadensis*, etc. Au point de vue morphologique, certains caractères, telles les feuilles inférieures étroites (2 mm) et les panicules peu fournies, rappellent *A. alpinum*. En revanche, les meilleurs critères, définis par Teppner (1969) mais déjà utilisés par Rozmus (1958) et I. Hedberg (1967), en particulier la lemme fertile

et la paléole glabres et lisses ainsi que les feuilles de la même couleur sur les deux faces, correspondent parfaitement aux caractères de l'*A. odoratum* s.str.

La distribution erratique de l'*A. odoratum* dans la moitié sud de la Péninsule ibérique semble liée à la faible extension des groupements susceptibles de l'héberger, à savoir les pelouses mésophiles. Toutefois si la sécheresse, au moins édaphique, est le facteur limitant de sa répartition, on ne comprend pas pourquoi elle n'a pas joué un rôle comparable en Italie et dans les Balkans,¹ car si l'on en croit la carte de Meusel & al. (1965: 53) l'aire de l'*A. odoratum* dans ces régions est continue. Cette remarque serait fondée si le taxon italo-balkanique était identique à la sippe ibérique. Or, les recherches de Teppner (1970) ont montré que l'*A. odoratum* était diploïde dans plusieurs localités italiennes et yougoslaves de basses altitudes (20 m, 50 m, etc.). Certaines populations appartiennent même à des groupements méditerranéens, tels la garrigue à *Quercus ilex*. La situation est sans doute analogue en Corse où de Litardière (1949a) étudiant deux populations du var. *corsicum* (Briquet) Rouy qui croissaient respectivement à 120 m et à 1000 m d'altitude a compté $2n = 10$. Briquet indique d'ailleurs l'*A. odoratum*, sous différentes variétés, comme étant assez répandu dans l'île, des prairies maritimes à l'étage alpin.² Ainsi, la rareté de l'*A. odoratum* dans la moitié sud de la Péninsule ibérique est probablement le signe de l'absence de sippes diploïdes planitiales plus ou moins xérophiles ou du moins tolérant mieux la sécheresse. Le caractère mésohygrophile et la valence tétraploïde des populations sud-ibériques trahissent en quelque sorte une communauté d'origine avec les sippes plus septentrionales du Système Central, de la Sierra de Gudar et des Pyrénées (et sans doute de l'Europe centrale) où l'*A. odoratum* manifeste une nette préférence pour les groupements mésophiles. Le bien-fondé de ces hypothèses reste à prouver par d'autres études cytologiques qui par ailleurs devraient être concomitantes de l'inventaire cytologique des populations nord-africaines.

En définitive, l'exemple de l'*A. odoratum* montre la prudence avec laquelle il faut interpréter les résultats cytologiques. En effet, il a fallu plus d'une quarantaine de travaux de cytogénétique consacrés à l'*A. odoratum* par quelque trente auteurs pour que les problèmes relatifs à l'origine et aux relations des différentes sippes soient non pas résolus, mais bien posés.

Agrostis rupestris All., Fl. Pedem. 2: 237. 1785.

- I., Bergamo, Alpi Oróbie, amont du Lago di Barbellino, 2250 m (70-2044), $2n = 28$.
 E., Hu., nord de Castanesa, versant sud de la Sierra Negra, 2550 m, (NEU K01465), $n = 14 + 1B$.
 E., Hu., Turbon, cirque glaciaire, 2250 m, (NEU K01469), $n = 14$, $2n = 28$.
 F., H.-P., Pic du Midi de Bigorre, 2400 m, (NEU K01467), $2n = 28$.
 F., H.-P., Soum des Salètes, versant nord, 2450 m (NEU K01452), $n = 14$.

¹ Il convient toutefois de rappeler que les précipitations annuelles en Italie et surtout dans les Balkans sont en moyenne supérieures à celles qui tombent sur la moitié sud de l'Espagne. Cependant le régime étant méditerranéen une bonne partie des précipitations ne coïncident pas avec la période de végétation.

² D'après Löve & Löve (1968), la situation serait plus confuse en Corse où, à côté du diploïde, ces auteurs auraient décelé des tétraploïdes et surtout une sippe vivace, alpine et octoploïde.

F., H.-P., Port de Barroude, 2540 m (69-1954), $n = 14$.

F., H.-G., Port de Vénasque, versant nord, 2350 m (NEU K01456), $n = 7$.

E., Ge., nord du Puigmal, versant sud du Pico de Segre, 2500 m (NEU K01459), $n = 7$.

F., P.-O., Péric, versant nord-est, 2400 m (NEU K01454), $n = 7$.

Orophyte centre et sud-européen, l'*A. rupestris* appartient à la section *Trichodium* (Michx.) Trin. qui réunit entre autres espèces les *A. borealis* Hartman, taxon amphiarctique, *A. alpina* Scop., endémique sud-européen, *A. schleicheri* Jordan & Verlot, taxon sud-ouest-européen et atlasique, *A. nevadensis* Boiss., endémique bético-atlasique et *A. atlantica* Maire & Trabut, endémique atlasique. La figure 2, établie en partie d'après la carte de distribution publiée par Meusel & al. (1965), montre que l'*A. rupestris* occupe une aire disjointe des Carpathes à la chaîne pyrénéo-cantabrique. Au sud il atteint l'extrémité australe de la Péninsule italique et, sous une forme peu différente du type (var. *atlantis* Maire), les Atlas siliceux.

Les conditions optimales au développement de l'*A. rupestris* se trouvent réunies dans les pelouses rases, acidophiles et mésophiles de l'étage alpin. Dans les Pyrénées, l'*A. rupestris* est très constant dans les groupements à *Festuca supina* et *Hieracium pumilum* (Braun-Blanquet, 1948), à *Carex curvula*, dans les landes à *Loiseleuria* et dans les "gispetières". En revanche, il ne pénètre qu'exceptionnellement dans les pelouses à *Festuca spadicea* trop séchardes. Lié aux sols à réaction acide, il n'apparaît que rarement sur roche-mère carbonatée et alors il s'intègre toujours à des groupements inféodés aux sols décalcifiés. Dans les Alpes, il présente les mêmes exigences et colonise toutes les associations inscrites dans les Caricetea curvulae (pelouses à *Carex curvula*, à *Festuca halleri*, etc.). En Europe orientale (Tatra, Carpathes méridionaux), l'*A. rupestris* est l'espèce dominante sur les versants peu déclives, dans les groupements établis sur des sols profonds et à réaction acide [pH. 5.5 à 5.7] (Hadač, 1969). Enfin, dans le Système Central ibérique, les conditions climatiques estivales plus xériques induisent l'*A. rupestris* à rechercher les stations fraîches, nardaies et groupements rupicoles à *Valeriana tripteris*. En Sierra de Gredos, Rivas Martínez (1963) a défini une pelouse méso-xérophile à *Agrostis rupestris* et *Minuartia juressi* entrant dans l'alliance du Minuartio-Festucion indigestae.

Une première approche de l'*A. rupestris* par les méthodes cytologiques avait permis à Reese (1952) de publier la valence chromosomique d'une population autrichienne (Nordtirol, Stubai Alpen, Pichler-Hütte), soit $2n = 28$ chromosomes. C'est à Björkman (1954, 1960), à qui l'on doit une étude cytologique très documentée du genre *Agrostis*, que revient le mérite d'avoir décelé l'existence de deux races chromosomiques. La sippe diploïde, découverte initialement dans les Pyrénées, (Björkman, 1954) devait être retrouvée dans les Tatra par Skalinska (1957). La figure 2 sur laquelle ont été portés les résultats cytologiques des auteurs précités et nos propres numérations laisse apparaître que tout le domaine alpin est réservé au tétraploïde qui se retrouve en outre dans les Pyrénées centrales. Le diploïde découvert en Haute-Garonne par Björkman (l.c.), à côté d'ailleurs de la sippe tétraploïde et d'hybrides triploïdes, occupe probablement toute la partie orientale de la chaîne pyrénéenne. Dans les Tatra, un désaccord apparaît entre l'unique résultat obtenu par Björkman et les travaux de Skalinska (1963). Björkman publie en effet $2n = 28$ pour un individu provenant des Hauts-Tatra (près du lac Morskie Oko). Or, Skalinska, étudiant quelque 22 populations, tenta en vain de retrouver la sippe polyploïde dans cette région, tous ses comptages révélant le nombre diploïde $2n = 14$. Ce fait nous a incité à ne pas tenir compte sur notre carte du résultat obtenu en Pologne par Björkman car il ne reflète sans doute pas le

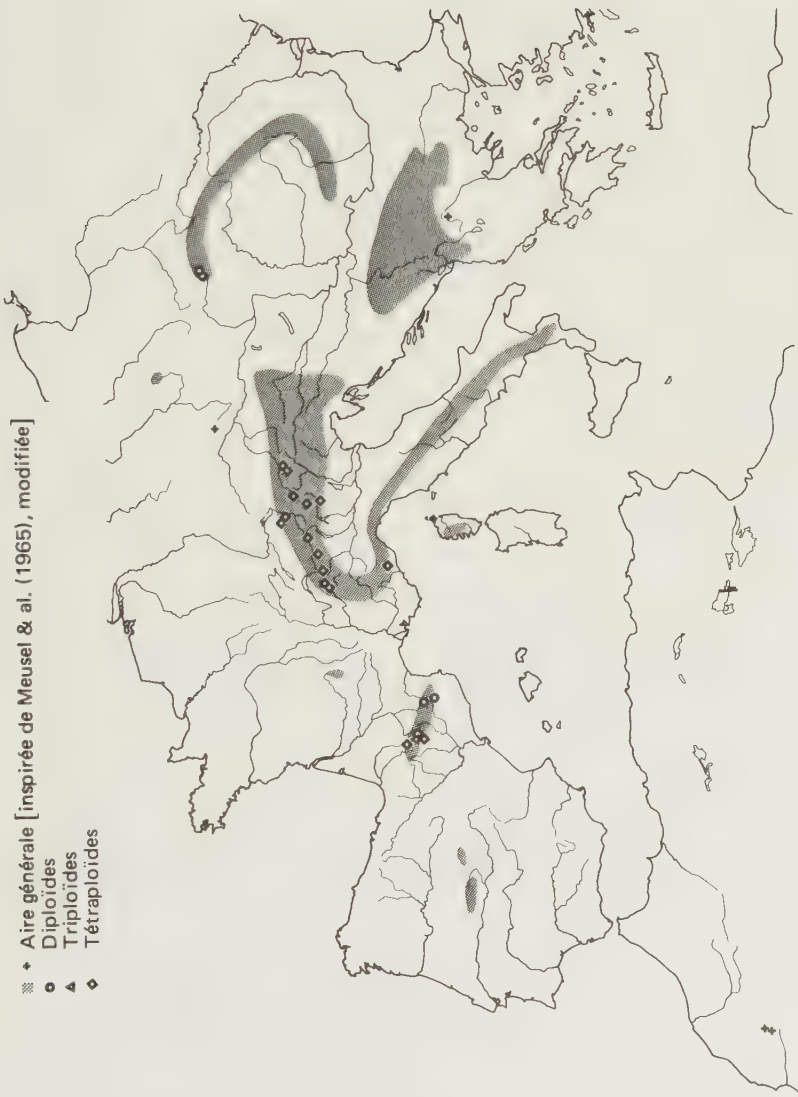


Fig. 2. — Carte de distribution de l'espèce collective *Agrostis rupestris* All. d'après le travail de Björkman (1960) et nos propres résultats.

caractère d'une population, mais se rapporte à un individu autotétraploïde isolé et fugace. D'après les observations de Björkman (1960), la syndèse méiotique est régulière chez le tétraploïde. Quelques rares cellules offrent un tétravalent ou deux univalents. En revanche, chez l'hybride naturel triploïde, la fréquence de multivalents est très élevée puisque 73% des cellules-mères présentent entre trois et six trivalents sur un maximum possible de sept.

Au point de vue morphologique, les deux races chromosomiques ne diffèrent que par des caractères numériques. Björkman distingue la sippe diploïde essentiellement par la longueur plus grande des anthères, comprise entre 1.2 et 1.6 mm (au lieu de 0.8 à 1.3 mm chez le tétraploïde), par la faible dimension des stomates des feuilles caulinaires (26.6 contre 32.3 μ) et par le petit diamètre des microspores (22.6 au lieu de 28.9 μ). Remarquons que la différence des diamètres des grains de pollen entre les sippes diploïde et tétraploïde correspond à une augmentation de volume du simple au double au profit du tétraploïde. Les différences morphologiques et cytologiques ont incité Björkman à proposer pour les deux races chromosomiques le statut de variété. L'auteur suédois qui n'a pas pu consulter le type d'Allioni, mais a étudié un abondant matériel de la dition de la "Flora Pedemontana" (Allioni, 1785), conclut que l'*A. rupestris* typique appartient au taxon tétraploïde. Pour la sippe diploïde, Björkman reprend une épithète empruntée au binôme *A. pyrenaica* Pourret qui apparaît déjà en 1783 dans un manuscrit de l'"Extrait de la Chloris Narbonensis", mais qui ne sera publié qu'en 1788 (Pourret, 1788). Les indications chorologiques accompagnant la diagnose, "Madres, Eynes, Llaurenti", autant de localités propres aux Pyrénées orientales, permettent de penser qu'il s'agit bien de la sippe diploïde, car nos observations cytologiques concernant ces régions relèvent en effet $2n = 14$. Par ailleurs, Björkman, qui a consulté les cinq individus portant le nom de *A. pyrenaica* dans l'herbier Pourret (MAF), propose de choisir comme lectotype du var. *pyrenaica* les échantillons les plus caractéristiques (3 individus sur 5), à longues anthères, conservés sous le numéro 522. L'étiquette originale porte en outre la mention "*Agrostis pyrenaica*... In rupium fissuris Nuriae" (in Björkman, 1960: 50). La référence à Nuria ou d'après nos recherches se trouve bien la sippe diploïde (localité du Pico de Segre) apporte un argument de plus en faveur de l'opinion de Björkman. En conséquence, si l'on subdivise l'*A. rupestris* suivant les critères cytologiques et morphologiques, il comprendra les deux taxons suivants:

Agrostis rupestris All. var. *rupestris*

Agrostis rupestris All. var. *pyrenaica* (Pourret) Björkman, Symb. Bot. Upsal. 17: 50. 1960 $\equiv$ *A. pyrenaica* Pourret, Mém. Acad. Sci. Toulouse 3: 306. 1788 (basionyme).

Etudiant un important matériel d'herbier, Björkman a montré que les populations des Carpathes, des Alpes de Transylvanie (sauf de rares exceptions),¹ du sud-ouest de la Bulgarie et du Massif Central français présentaient le même rapport longueur des anthères/longueur de la lemme (compris entre 0.68 et 0.88) que le diploïde pyrénéen. En revanche, ce rapport est plus bas (0.44 à 0.68) et correspond au

¹ Parmi ces exceptions se trouve sans doute la plante des Tatra, trouvée tétraploïde par Björkman.

tétraploïde dans les populations des Sudètes, des Alpes, du nord de l'Albanie, des Apennins et de l'Atlas. Chez les populations corses et centro-ibériques, ce rapport quoique en moyenne un peu plus élevé (0.61 à 0.65) entre néanmoins dans le gradient des valeurs caractéristiques du tétraploïde. Enfin dans la chaîne cantabrique, de Pereda & Lainz (in Lainz, 1963) se fondant sur les critères définis par Björkman admettent l'existence des deux races chromosomiques. Cependant le bien-fondé de la corrélation entre le rapport longueur des anthères/longueur de la lemme et la valence chromosomique n'est pas encore établi en toute certitude. Si de nouvelles recherches venaient à le démontrer, le var. *rupestris*, tétraploïde, occuperait une curieuse aire très disjointe dont une des caractéristiques les plus inattendues serait la présence en Corse et en Afrique du Nord de la sippe la plus jeune, polyploïde.

L'espèce la plus affine de l'*A. rupestris* est l'*A. borealis*, taxon amphiarctique, qui d'après Ascherson & Graebner (1899, vol. 2/1: 190) ne serait peut-être qu'une sous-espèce de l'*A. rupestris*. Le tableau de morphologie comparée (tableau 3) fait d'ailleurs ressortir la parenté morphologique évidente des deux taxons. L'*A. borealis* a été signalé à diverses reprises dans les Alpes ou les Pyrénées, mais Björkman a démontré que les individus en question étaient en fait des hybrides *A. rupestris* x *A. schraderiana*. Mentionnons enfin que l'*A. borealis* est octoploïde ($2n = 56$) dans la majeure partie de ses stations ayant fait l'objet d'études cytologiques (Canada, Scandinavie, Kamtchatka). Seuls Taylor & Mulligan (1968) rapportent un nombre différent, soit $2n = 42$, pour une population de l'île Queen Charlotte (côte occidentale du Canada). Ainsi, en dépit de sa très large répartition, l'*A. borealis* est peut-être issu de l'*A. rupestris* dont il serait le taxon de substitution dans toutes les régions septentrionales.

Bien que l'*A. rupestris* et les deux espèces suivantes (*A. alpina* et *A. nevadensis*) aient été parfois rapprochés, voire confondus, leurs affinités sont moins étroites.

Agrostis alpina Scop., Fl. Carn., Ed. 2, 1: 60. 1772.

AND., Pic de Casamanya, versant est, 2300 m, (NEU K01463), $2n = 14$.

E., Hu., Soum Blanc des Espécières, versant sud, 2500 m, (NEU K01468), $2n = 14$.

F., H.-P., Pic du Midi de Bigorre, versant nord-est, 2450 m, (NEU K01449), $n = 7$.

Orophyte centre et sud-européen, l'*A. alpina* ne semble pas avoir différencié de races chromosomiques. Les résultats de Reese (1952), Björkman (1960) et nos propres numérations relèvent tous le caractère diploïde ($2n = 14$) de l'*A. alpina* et cela autant sur les populations alpiennes que pyrénéennes. La méiose habituellement régulière, à sept bivalents, était perturbée dans le matériel du Pic du Midi de Bigorre où l'on observait à la diacinèse, à côté de cinq bivalents normaux, une figure de caténation en anneau, plus rarement en chaîne ouverte, intéressant 4 chromosomes. Ce phénomène n'affecte en rien le déroulement de l'anaphase I au cours de laquelle la séparation est égale, 7 chromosomes se dirigeant vers chacun des pôles. La plante du Pic du Midi est selon toute probabilité un hybride structural de translocation.

Au point de vue écologique, l'*A. alpina* manifeste une plus grande tolérance vis-à-vis des sols carbonatés que l'*A. rupestris* et peut être considéré comme amphicline. Dans les Pyrénées, la plupart de nos observations de cette espèce ont été réalisées sur calcaire (Casamanya, Vignemale, Pic du Midi de Bigorre). Au Soum des Salètes, l'*A. alpina* voisinait avec les *Geranium cinereum*, *Androsace villosa*, *Festuca*

	<i>A. rupestris</i>	<i>A. borealis</i>	<i>A. alpina</i>	<i>A. schleicheri</i>	<i>A. nevadensis</i>	<i>A. atlantis</i>
	<i>n</i> = 7, 14	<i>n</i> = (21), 28	<i>n</i> = 7	<i>n</i> = 21	<i>n</i> = 21	<i>n</i> = ?
Hauteur des tiges	6 à 20(-26) cm	10 à 25(-30) cm	6 à 20(-25) cm	20 à 40 cm	6 à 28 cm	10 à 40 cm
Face externe des feuilles inférieures	lisse	lisse	scabre	lisse (rarement scabriuscule	scabre	lisse
Longueur de la glume inférieure	2.4 à 3(-3.4) mm	2.7 à 3.2 mm	3.2 à 4 mm	3.8 à 5.6 mm	2 mm	2 à 2.75 mm
Rameaux de la panicule	lisses, plus rarement un peu scabres	lisses, plus rarement un peu scabres	scabres	scabres	scabres	lisses
Lemme	lisse (ou scabriuscule sur le dos), nervures latérales non excurrentes	lisse, nervures latérales non excurrentes	lisse, nervures latérales excurrentes	scabriuscule au moins sur les nervures, nervures latérales excurrentes	lisse, nervures latérales à peine distinctes, non excurrentes	villose sur le dos, nervures latérales excurrentes
Insertion de l'arête	vers le 1/5 ou le 1/3 inférieur	1/3 ou 1/2, 2/3	1/10 ou près de la base	1/10	1/4 ou 1/3	1/3 ou 1/2
Longueur des poils du callus	0.05 à 0.15 mm	0.1 à 0.35 mm	0.4 à 0.7 mm	0.6 à 0.8 mm	0.1 à 0.4 mm	0.15 à 0.3 mm
Longueur des anthers	var. <i>rupestris</i> : 0.75 à 1.35 mm var. <i>pyrenaica</i> : 1.3 à 1.7 mm	0.6 à 1 mm	1.3 à 1.6 mm	1.4 à 1.7 mm	1 à 1.2 mm	0.75 à 1 mm

Tableau 3. — Morphologie comparée de quelques *Agrostis* de la section *Trichodium* (original, sauf pour l'*A. atlantis* où nous avons repris les mesures de Maire [1953])

scoparia tous calcicoles préfèrents sinon exclusifs. En revanche, dans les Pyrénées ariégeoises, Claustres (1966) a élevé l'*A. alpina* au rang des espèces caractéristiques d'un groupement alpin végétant sur les rochers de schistes siliceux (association à *Festuca borderi* et *Agrostis alpina*).

L'*A. schleicheri*, franchement basophile (sauf dans le Grand Atlas), est traité dans certaines flores en tant que sous-espèces de l'*A. alpina*, mais aujourd'hui son statut spécifique établi sur des critères morphologiques, chorologiques et cytologiques semble bien reconnu. Sa distribution est plus austro-occidentale puisqu'il colonise les Alpes, le Jura méridional, la chaîne pyrénéo-cantabrique et les Atlas. D'après Björkman (l.c.) l'*A. schleicheri* est hexaploïde dans les Pyrénées comme dans les Alpes.

***Agrostis nevadensis* Boiss., Elenchus: 61, 87. 1838.**

E., Gr., Alcazaba, Siete Lagunas, 2800 m, (NEU K01460), $n = 21$.

En Sierra Nevada l'*A. nevadensis*, endémique bético-rifain, est confiné à l'étage altimontain. Très répandu entre 2100 et 3100 m, il colonise tous les milieux à l'exception des groupements les plus hygrophiles et les éboulis mobiles. Comme sa limite inférieure coïncide à peu près avec la zone qui met en contact les rochers métamorphiques, coiffant tous les sommets de la haute chaîne bétique, et les calcaires dolomitiques, il est difficile d'apprécier si le facteur limitant de sa dispersion est d'ordre altitudinal ou édaphique. Cependant sur le versant nord-ouest du Veleta où cette limite avoisine 2100 m, l'*A. nevadensis*, encore très répandu dans les groupements oxyphiles à *Genista lobelii* var. *baetica* et *Juniperus nana* (Quézel, 1953), participe aussi au matorral à xérophytes épineux (*Astragalus boissieri*, *Vella spinosa*, *Erinacea pungens*, etc.) se développant sur calcaire. Cela témoigne tout de même d'une relative souplesse vis-à-vis de la nature du substrat. En définitive, l'*A. nevadensis* paraît être une espèce mésophile qui craint moins les sols carbonatés que la xéricité des groupements établis sur calcaire.

Pour l'*A. nevadensis*, Björkman (l.c.) mentionne différents nombres chromosomiques, tous voisins cependant de $2n = 42$. Les chromosomes surnuméraires qu'il a observé sont du type *A* (0 à 4) ou *B* (1 à 10). Dans notre matériel nous n'avons pas retrouvé un tel phénomène. En revanche, la fréquence de multivalents est plus élevée que ne l'indique Björkman. Plusieurs tétravalents ou hexavalents se forment à l'ordinaire rendant très difficile l'interprétation des plaques métaphasiques, mais la méiose n'est pas troublée, les tétrades étant normales.

La parenté de l'*A. nevadensis* reste obscure. S'il partage plusieurs caractères morphologiques avec l'*A. rupestris* (cf. tableau 3) il en diffère nettement par la scabrité constante des rameaux de la panicule et de la face inférieure des feuilles. De plus ses épillets sont plus petits que chez toutes les espèces voisines.

***Alopecurus gerardii* Vill., Fl. Delph.: 5. 1786.**

= *Phleum gerardii* All., Fl. Pedem. 2: 232. 1785 ≡ *Colobachne gerardii* (All.) Link, Hort. Reg. Bot. Berol. 1: 74. 1827.

AND., Pas de la Case, Vallon de Font Nègre, 2300 m (NEU K01738), $n = 7$.

Orophyte essentiellement sud-européen, l'*A. gerardii* atteint l'Afrique du Nord dans les montagnes numides et l'Asie Mineure (sa présence dans le Caucase demande confirmation d'après Ovczinnikov, in Komarov, 1934). Le facteur déterminant de sa répartition actuelle ne paraît pas être la nature de la roche-mère, car il s'observe tant sur silice que sur calcaire. Dans cette dernière éventualité cependant il est toujours isolé de la roche sous-jacente par un sol profond, décalcifié et à réaction acide. Lié aux stations à enneigement prolongé, il ne tapisse généralement pas le fond des dépressions, mais il cerne les groupements les plus chionophiles appartenant aux *Salicetea herbaceae*. Son gazon ceinture les dolines ou dessine un arc de cercle vert bleuté au-dessus des plaques de neige accrochées à la pente. Sa faible plasticité écologique, associée à la physionomie très caractéristique qu'il confère aux stations qui l'abritent, ont attiré l'attention des phytosociologues qui ont défini plusieurs associations dont il est une des composantes essentielles. Il s'agit dans les Alpes occidentales du groupement à *Ranunculus plantagineus* (appelé *R. pyrenaeus* dans le travail original de Guinochet, 1938) et *Alopecurus gerardii* et dans les Pyrénées de l'association où la Phléole de Gérard est associée au *Trifolium alpinum* (Braun-Blanquet, 1948). Quézel (1957) a d'autre part décrit dans les pozzines sèches du Djurdjura une association où l'*A. gerardii* côtoie les *Romulea battandieri* et *Corydalis solida* var. *bracteata* ainsi qu'un fort contingent d'espèces spéciales à l'Afrique du Nord.

Les deux indications cytologiques publiées à ce jour sur du matériel d'origine spontanée intéressent les Alpes occidentales (Favarger, 1965a; Delay, 1968). Elles soulignent le caractère diploïde de l'*A. gerardii*. Sous l'angle de la cytologie le matériel pyrénéen est conforme aux plantes alpiennes. Le genre *Alopecurus* ne compte que deux représentants inféodés aux étages subalpins et alpins de l'Europe, à savoir l'*A. gerardii* et l'*A. laguriformis* Schur, endémique roumain. En revanche, il est très diversifié dans les montagnes irano-touraniennes où se trouvent quelque 13 orophytes. La plupart d'entre eux ont déjà fait l'objet d'études caryologiques lesquelles révèlent que la polyploïdie a joué un rôle important dans la différenciation des sippes. En effet, sur 11 espèces dont on connaît le nombre chromosomique, 10 sont polyploïdes avec des valences 4- à 14-ploïdes. Plusieurs cas de polyploïdie intraspécifique ont en outre été mis en évidence (plusieurs auteurs in Bolkhovskikh & al., 1969). Dans la "Flore d'U.R.S.S.", Ovczinnikov (l.c.) place l'*A. gerardii* dans le ser. *Ventricosae* Ovcz. au voisinage de trois autres orophytes, soit les *A. mucronatus* Hackel (4x et 8x, cf. Bolkhovskikh & al., l.c.), *A. apriatus* Ovcz. (nombre chromosomique inconnu) et *A. sericeus* Albov (2x, cf. Bolkhovskikh & al.). L'*A. sericeus* quoique diploïde ne présente pas d'étroites affinités avec l'*A. gerardii*.

Au point de vue morphologique, force est de reconnaître que l'*A. gerardii* occupe une place particulière au sein du genre. Ses glumes prolongées en un long mucron et son arête plus courte que la lemme contrastent avec les caractères de la majorité des autres espèces (européennes tout au moins). La difficulté de rapporter la Phléole de Gérard à l'un ou à l'autre des genres *Alopecurus* et *Phleum* a conduit certains auteurs à inclure ce taxon dans le genre intermédiaire *Colobachne* Beauv.

***Nardus stricta* L., Sp. Pl.: 77. 1753.**

Si l'aire principale du *Nardus stricta* est européenne, elle offre encore des stations disséminées dans le sud du Groenland, dans les Atlas et le Rif ainsi qu'en Asie Mineure. Quant aux stations du sud-est du Canada, des Açores, de l'Asie centrale

(SW du lac Baïkal) et du nord-ouest du Pakistan (Waziristan) leur indigénat est contesté (carte dans Meusel & al., 1965). Peu de groupements ont une physionomie aussi caractéristique et une aussi triste réputation auprès des botanistes que les nardaies, tant leur composition floristique est uniforme et banale. Espèce douée d'un extraordinaire pouvoir de multiplication végétative grâce à un système racinaire puissant, hébergeant des mycorhizes, le nard raide se développe sur les terrains entièrement décalcifiés et à humidité édaphique variable, mais souvent prononcée, au moins au début de la période de végétation. Dans les Pyrénées et les Alpes, l'extension des nardaies, favorisée par le surpâturage, est considérable sur toutes les surfaces peu déclives et à sol relativement évolué, bien drainé et à réaction plus ou moins acide. Encore très répandues en Sierra de Gredos entre 1850 et 2200 m, les pelouses à nard ne s'installent en Sierra Nevada que dans les stations bénéficiant d'une humidité suffisante et où l'humus alpin a pu s'accumuler, soit au fond de dépressions (pозzines) ou le long des ruisseaux.

Les données cytologiques relatives au *N. stricta* sont déjà nombreuses et intéressent des échantillons prélevés dans toute l'aire. Le caryotype le plus fréquemment avancé est à $2n = 26$, mais en fait le nombre chromosomique varie entre $2n = 22$ et $2n = 30$. Parmi les indications concernant directement notre étude, il faut mentionner les résultats de Quézel (1957) et de Fernandes & Queiros (1969) signalant $2n = 26$ pour du matériel provenant respectivement du Maroc (Atlas, Toubkal) et du Portugal (Miranda do Corvo). Rychlewski (1961, 1967) a établi que le *N. stricta* était bien apomictique comme le présentait déjà de Coulon (1923), le sac embryonnaire se développant par diplosporie. La pseudogamie semble facultative, car l'albumen peut se former soit en dehors de toute pollinisation par fusion des deux noyaux polaires non réduits (albumen $4x$), voire de quatre noyaux résultant de la division des deux noyaux polaires (albumen $8x$), soit après pollinisation par conjugaison d'un gamète mâle avec un ou deux noyaux polaires (albumen $3x$ ou $5x$). Les deux procédés étant parfois simultanés, l'albumen peut être mixte, offrant des cellules triploïdes et tétraploïdes. Rychlewski a aussi montré que le nombre chromosomique était susceptible de varier non seulement d'un individu à l'autre au sein d'une même population, mais dans une même racine. L'aneusomatie des méristèmes radiculaires serait provoquée par des métaphases irrégulières avec chromosomes restant en dehors du plan équatorial et par des troubles du mécanisme fusorial qui entraînent une distribution inégale des chromosomes, la perte de segments ou une séparation défectueuse des chromatides filles. Quant à la microspirogenèse, elle est également perturbée. Comme l'avait déjà vu de Coulon (l.c.), Rychlewski a observé deux types d'individus, les uns offrant un androcée avorté et stérile, les autres à anthères bien développées et produisant des microspores. Dans le premier cas, le plus fréquent en Pologne, le tissu sporogène dégénère déjà au stade des archéspores, plus rarement seulement au stade des cellules-mères. Chez les autres, le tissu sporogène évolue normalement et la méiose, quoique troublée par une asyndèse prononcée, des fuseaux multipolaires, voire des multivalents (3- et 4-valents), conduit à la formation de pollen qui est cependant très hétérogène. D'après les évaluations de Rychlewski, 55% de microspores seulement sont viables bien que très irrégulières, leur diamètre variant entre 14 et 59μ . Enfin, en dépit du haut pouvoir germinatif des graines formées par apomixie, le nard se multiplie essentiellement par la voie végétative.

Nos observations cytologiques, fondées sur des fixations effectuées in situ, sont très réduites du fait de l'interprétation très délicate des images métaphasiques.

Quelques résultats méritent cependant d'être commentés. Il existe une nette différence entre les populations d'Europe centrale et celles d'Europe austro-occidentale. Examinant 23 populations polonaises, Rychlewski n'en a trouvé que 2 à androcée partiellement fertile, chez toutes les autres les anthères dégénéraient sans produire de microspores. En revanche, toutes les populations que nous avons examinées à cet égard dans notre dition (Sierra Nevada, Sierra de Gredos, Serra da Estrêla, Pyrénées) produisaient du pollen, toutefois en quantité et en qualité variables. Si l'on classe nos échantillons en fonction de leur fertilité croissante, on remarquera que les plantes des Pyrénées (P.-O., Cambredase; H.-P., Vallée d'Ossoue) possèdent le pollen le plus irrégulier avec 60 à 90% de grains déformés ou dépourvus de cytoplasme. En Sierra Nevada, la stérilité est moins accusée, le pourcentage de microspores d'aspect normal atteignant 78%, mais leur diamètre varie encore beaucoup, toutefois moins que dans le matériel de Rychlewski. Enfin, en Sierra de Gredos, les 5 individus étudiés ont un pollen presque entièrement fertile (95% de grains normaux), les diamètres des grains étant aussi beaucoup plus constants (fig. 3 et pl. Ia, b). Une telle régularité laisse penser que la méiose de cette dernière population est peut-être normale. Actuellement nous ne disposons d'aucun critère permettant de l'affirmer, car dans les anthères fixées sur place, la microsporogénèse était achevée et le pollen déjà bien différencié.

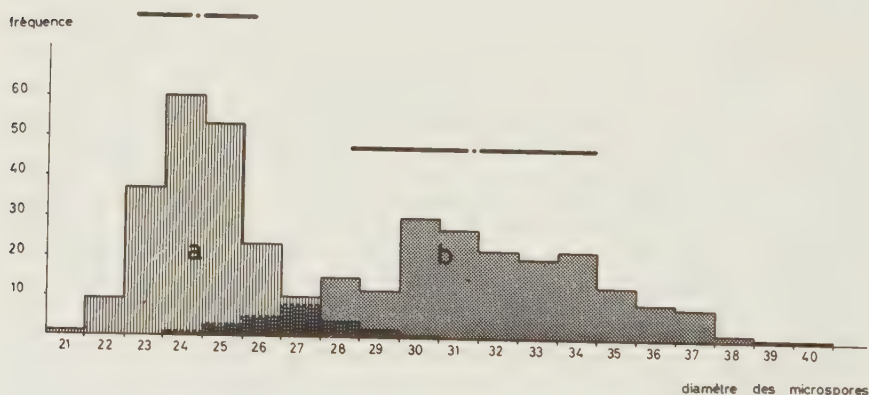


Fig. 3. — Diamètre des microspores du *Nardus stricta*. a, population de Sierra de Gredos. b, population de Sierra Nevada. La moyenne (point central et l'écart-type (trait épais) sont figurés au-dessus de chaque histogramme. Pollen prélevé sur 3 individus par population et monté sur une même préparation. Nombre de mesures par population: 200. (1 division = 1.15µ).

Nos seules observations cytologiques concernent une population de la Sierra Nevada, mais là l'irrégularité de la méiose ne nous a pas permis de définir le nombre chromosomique exact. L'asynchrèse est en général très marquée, le nombre de bivalents variant entre 2 et 11. Les deux images de diacynèse et de métaphase reproduites par les figures 4a et 4b donnent le nombre $2n = 27$, mais nous ne saurions affirmer qu'il s'agit du nombre réel. La différence de taille entre les bivalents et les univalents étant

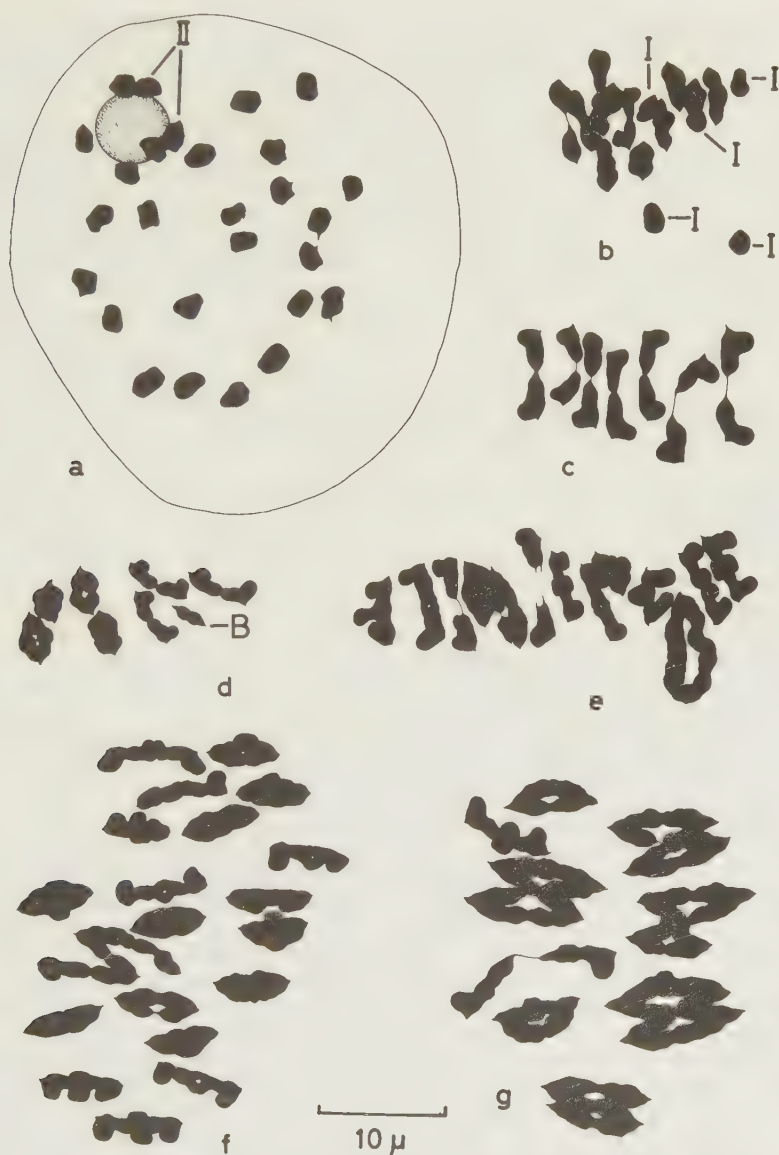


Fig. 4. — a, *Nardus stricta*, diacinèse, 2 II + 23 I (Sierra Nevada). b, *Nardus stricta*, métaphase I, 11 II + 5 I (Sierra Nevada). c, *Trisetum baregense*, métaphase I (Gavarnie, K01771). d, *Koeleria vallesiana*, métaphase I, 7 II + 1 B (Sierra de la Musara). e, *Koeleria vallesiana*, métaphase I, 12 II + 1 IV (Peña de Oroel, K01669). f, *Koeleria vallesiana*, métaphase I, 19 II + 1 IV (Les Follatères, 70-1188). g, *Festuca paniculata* subsp. *baetica*, métaphase I, 4 II + 5 IV (Arbas, K01558).

faible, une erreur d'interprétation est toujours possible. Avdulov (1931) admet que le *N. stricta* est un hypo-autotétraploïde dont le nombre chromosomique ($2n = 26$) dérive, par perte d'une paire de chromosomes, d'un caryotype à $2n = 28$ sur la base de $x = 7$. Fernandes & Queiros (l.c.) défendent la même hypothèse ainsi que Rychlewski qui fonde son opinion sur la formation de multivalents lors de la méiose et sur le fait que l'idiogramme haploïde du nard offre 6 paires de chromosomes sensiblement homologues, un seul chromosome n'ayant pas de partenaire. Toutefois, dans l'état actuel des connaissances, rien ne permet d'affirmer que l'ancêtre du *N. stricta* était à $x = 7$. Le genre *Nardus* est monotypique et très isolé au sein de la sous-famille des Panicoidées (au sens de Prat, in Emberger, 1960) chez laquelle d'ailleurs le nombre de base $x = 7$ est exceptionnel, les nombres les plus courants étant $x = 9$ et $x = 10$.

Oreochloa seslerioides (All.) K. Richter subsp. **confusa** (Coincy) Láinz, Bol. Inst. Est. Asturianos 10: 47. 1964.

E., Sa., Picos de Europa, Peña Vieja, 1800 m, (NEU K03256), $2n = 14$.
E., León, Maraña, Loma de Mampodre, 1480 m, (NEU K03255), $n = 7$.

L'*O. seslerioides* s.l. comprend deux sous-espèce à aires séparées, soit les

O. sesleridoides (All.) K. Richter, Pl. Eur. 1: 70. 1890.

subsp. *seslerioides* $\equiv$ *Poa seslerioides* All., Fl. Pedem. 2: 246. 1785.
 $=$ *Oreochloa pedemontana* Boiss. & Reuter, Pugillus: 126. 1852.

subsp. *confusa* (Coincy) Láinz $\equiv$ *Sesleria confusa* Coincy, J. Bot. (Morot) 10: 296. 1896 $\equiv$ *Oreochloa confusa* (Coincy) Rouy, Fl. Fr. 14: 168. 1913.
 $=$ *Oreochloa pallida* Gandoger, Fl. Eur. 26: 238. 1891.
 $=$ *Oreochloa asturica* Gandoger, Fl. Eur. 26: 238. 1891.

L'*O. seslerioides* typique est un orophyte alpien-occidental, cantonné sur la chaîne frontière franco-italienne. Il affectionne les rocaillies granitiques ou gréseuses à *Oxyria digyna*, *Adenostyles tomentosa* et *Viola nummulariifolia* (par exemple dans le Haut-Boréon [F., A.-M., Cayre de l'Agnel]). Barbero & Bono (1967) le placent au rang des caractéristiques de l'alliance du Saxifragion pedemontanae qui réunit les groupements spécifiques des rochers siliceux de l'étage alpin des Alpes austro-occidentales. Enfin, dans le bassin supérieur de la Tinée, Guinochet (1938) l'établit comme caractéristique locale des pelouses à *Carex curvula*.

Tout différents sont les facteurs écologiques régissant les groupements à *O. seslerioides* subsp. *confusa*. Ce taxon, endémique cantabrique dont les stations les plus proches des Pyrénées se situent dans les provinces de Guipuzcoa et de Navarre (seulement dans le nord-ouest de la province), croît à des altitudes plus basses (1000 à 1800 m) et appartient à des groupements inféodés aux rochers calcaires, comprenant par exemple les *Festuca burnatii*, *Sesleria argentea*, *Koeleria vallesiana*, *Crepis albidia*, etc.

La valence chromosomique diploïde du subsp. *confusa* est identique à celle du subsp. *seslerioides* dont le caryotype a été établi par Gervais (1965) sur des plantes

des Alpes-Maritimes (F., Tre Colpas). Les deux sous-espèces sont donc de vrais vicariants.

Oreochloa disticha (Wulfen) Link, Hort. Reg. Bot. Berol. 1: 44. 1827 $\equiv$ *Sesleria disticha* (Wulfen) Pers., Syn. Pl. 1: 72. 1805.

F., P.-O., Vallée de Llo, 2300 m (NEU K01769), $n = 7$.

F., H.-P., Pic du Midi de Bigorre, 2500 m, (NEU K01768), $n = 7$.

Orophyte centre et sud-ouest européen, le *S. disticha* s.l. est propre aux Carpathes, aux Alpes, aux Pyrénées ainsi qu'à la chaîne cantabrique où il est signalé à la Peña Prieta et à Curavacas (sud-est des Picos de Europa, Losa & Montserrat, 1953). Dans les Alpes occidentales françaises, il n'a été signalé qu'en une seule localité de la Haute-Savoie par Becherer (1958) qui emprunte son information à un exsiccatum conservé à Genève (F., H.-S., Les Ayers sur Servoz, 7.1909, M. Bouchard [G]). Assez sporadique dans tout le reste des Alpes, il est cependant plus fréquent dans les Alpes centro-orientales. Lié au substrat siliceux, le *S. disticha* se développe de préférence sur les crêtes déneigées de bonne heure, les rochers et dans les pelouses à *Carex curvula*, à *Elyna myosuroides* (Alpes) ou à *Festuca eskia* (Pyrénées).

En 1946, Deyl a séparé les plantes pyrénéennes, sous le nom d'*O. blanka*, de l'*O. disticha* typique des Alpes et des Carpathes. Ce taxon ne semble pas avoir suscité beaucoup d'intérêt auprès des botanistes français et espagnols, car à notre connaissance les flores ou les catalogues floristiques récents ne mentionnent dans les Pyrénées que l'*O. disticha*. Seul Lainz (1963) cite l'*O. blanka* dans la chaîne cantabrique où selon cet auteur il avait été confondu avec l'*O. disticha*. La diagnose de l'*O. blanka* repose sur un caractère anatomique, la présence d'un anneau continu de sclérenchyme sur la face externe du limbe foliaire, et sur des critères morphologiques, telles la dimension de la ligule, très courte, n'excédant pas 1 mm de long d'après Deyl, et la glabréité de la tige et de l'axe de l'inflorescence. Dans la note signalant la présence de l'*O. disticha* dans les Alpes françaises, Becherer (l.c.) remet en question le bien-fondé de l'*O. blanka*. S'appuyant sur une démonstration de Saint-Yves, il rappelle que la disposition du sclérenchyme foliaire est sujette à des variations dans un même taxon et suggère qu'il n'y a peut-être là qu'une réaction de la plante vis-à-vis de conditions stationnelles particulières ("influence du sol ou de la latitude"). Quant aux autres caractères invoqués par Deyl, Becherer les considère comme peu significatifs parce qu'instables et sporadiques. Il signale en particulier des individus pyrénéens à tiges poilues et un exsiccatum du Canigou offrant une ligule de 6 mm. Et Becherer de conclure "en tout cas, la disposition du sclérenchyme foliaire chez le *Sesleria disticha* ne peut constituer pour nous qu'un caractère de second ordre qui ne devrait pas être utilisé pour distinguer spécifiquement une espèce d'une autre". Il restait cependant à démontrer la constance et par conséquent la valeur taxonomique du caractère anatomique. C'est à quoi nous nous sommes employé sans omettre de prendre en considération tout autre critère susceptible de permettre une distinction plus sûre des deux taxons.

Les exsiccata que nous avons consultés sont les suivants: **France:** P.-O., vallée d'Eyne, 7.1839, F. Rugel (NEU); P.-O., vallée de Llo, 2300 m, 7.1966, Ph. Küpfer (NEU K01769); P.-O., Canigou, aux 7 Hommes, 7.1884, G. Gautier (NEU); H.-P., Pic du Midi de Bigorre, 2500 m, 8.1966, Ph. Küpfer (NEU K01768); H.-P.,

Gèdre, Pic Blanc, 2600 m, 7.8.1876, *Bordère* (NEU). **Suisse**: Valais, sommet du Catogne, 2400 m, 3.7.1893, *Wilczek & Jaccard* (NEU 01842A); Grisons, Maloja, Val Minor, 7.1947, *J. L. Richard* (NEU 08334); Grisons, Samaden, Muottas Muraigl, *R. Keller* (NEU 01841); Grisons, près de l'Hospice de la Bernina, 2450 m, 6.8.1889, *F. G. Stebler & C. Schröter* 108 (NEU 01833A). **Italie**: Bormio, crêtes entre le San Colombano et Cerdecco, 29.7.1901, *M. Longa* (NEU). **Tchécoslovaquie**: Tatra, in declivibus vallis Tarpatak-völgy, infra quinque lacus, 2000 m, 14.7.1902, *F. Filarszky* 144b (NEU). **Roumanie**: Transylvanie, in alpibus Negoï, 6.8.1870, *Barth* (NEU).

Au point de vue anatomique, il ressort de nos recherches que le critère invoqué par Deyl (l.c.) est très stable. Les coupes transversales de la partie médiane des limbes foliaires des innovations montrent invariablement dans la sippe pyrénéenne un cordon continu de sclérenchyme (fig. 5). Dans les feuilles les plus jeunes, il apparaît clairement que la différenciation des tissus lignifiés s'effectue d'emblée sur toute la surface externe du limbe. A aucun moment il ne se forme des faisceaux discontinus. Dans les Alpes et les Carpathes en revanche, le sclérenchyme est toujours disposé en îlots séparés, même dans les feuilles les plus âgées, coupées vers l'extrémité ou près de la base du limbe. En ce qui concerne la ligule, le critère nous paraît tout aussi convaincant pour autant que l'on prenne en considération les feuilles des innovations de préférence aux feuilles culmaires. Ainsi dans les populations pyrénéennes, les ligules ne forment à l'extrémité des gaines que de petites oreillettes dont le limbe n'excède jamais 1.5 mm (sur notre matériel tout au moins). Le matériel du Canigou est à cet égard tout à fait conforme aux plantes des autres stations pyrénéennes alors que les échantillons vus par Becherer (l.c.) offraient des ligules exceptionnellement grandes. Remarquons cependant que les ligules des feuilles caulinaires sont parfois plus développées et c'est sans doute à elles que se réfère Becherer. Dans les Alpes et les Carpathes en revanche, les ligules foliaires des innovations sont toujours très longues, le plus souvent scabres, voire hirsutes à la base. Leur longueur varie entre 2.5 et 6 mm; elles sont donc très apparentes. Quant au degré de pubescence de la partie supérieure des tiges ou des axes de l'inflorescence, nous nous accordons avec Becherer pour reconnaître qu'il n'est pas d'un grand secours pour distinguer les deux taxons. En moyenne toutefois, chez les plantes pyrénéennes, la pubescence, souvent nulle, est plus faible que dans les Alpes. Il existe cependant des échantillons alpiens et carpathiques glabrescents, voire glabres, et réciproquement des individus pyrénéens hirsutes. Plus significatif est le trichome des feuilles des innovations. En effet, le taxon pyrénéen se distingue par ses feuilles lisses sur la face externe (fig. 5) et à page supérieure scabre ou à pubescence très courte (0.02 à 0.05 mm) alors que dans les populations des Alpes et des Carpathes, elles sont le plus souvent scabres à la face inférieure et densément hirsutes, couvertes de longs poils (0.05 à 0.15 mm) sur la face adligieuse. Un dernier critère, moins tranché, mais qui indique peut-être un début de différenciation, porte sur les lemnes des fleurs inférieures qui sont renforcées à leur extrémité par la nervure médiane, excurrente en un mucron scabre, chez les plantes alpiennes alors qu'elles sont obtuses ou à mucron plus court dans la forme pyrénéenne.

Enfin au point de vue cytologique, l'*O. disticha* s.l. offre partout la même valence diploïde, à savoir dans les Alpes (Nordtirol; Reese, 1953), dans les Carpathes (Tatra; Bielecki, 1955) et dans les Pyrénées (voir ci-dessus).

En définitive, le taxon pyrénéen mérite amplement d'être séparé du type alpien et carpathique. Toutefois le statut spécifique proposé par Deyl nous paraît trop élevé,

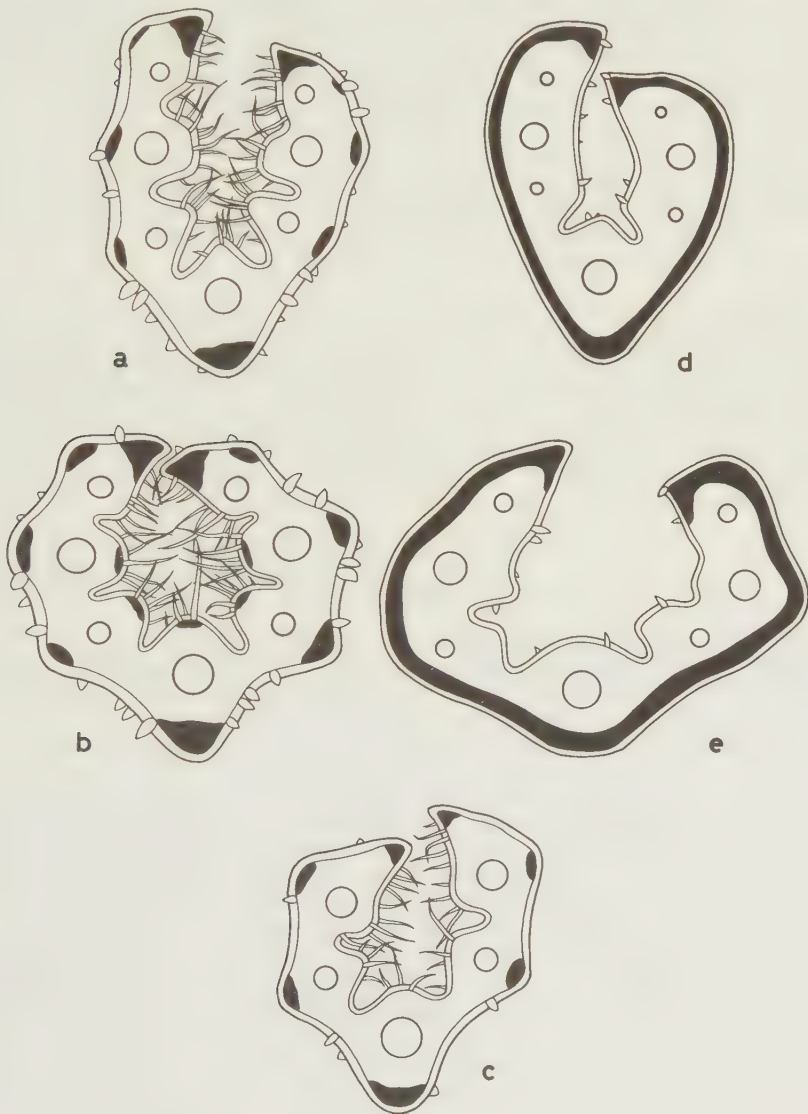


Fig. 5. — Anatomie foliaire de l'*Oreochloa disticha* (Wulfen) Link.
Subsp. *disticha*: a, jeune feuille (population alpine); b, feuille âgée (population alpine); c, feuille âgée (population des Alpes de Transylvanie). Subsp. *blanka*: d, jeune feuille (population pyrénéenne); e, feuille âgée (population pyrénéenne).

le rang de sous-espèce étant à notre avis plus approprié. L'identité de l'habitus et du nombre chromosomique des taxons alpien et pyrénéen, ainsi que leurs exigences écologiques semblables en font foi. Les subsp. *disticha* et *blanka*¹ constituent un nouvel exemple de taxons schizoendémiques dans le domaine pyrénéo-alpien, au même titre d'ailleurs que le couple *O. seslerioides* subsp. *seslerioides* et *O. seslerioides* subsp. *confusa* entre les Alpes et la chaîne cantabrique.

Sesleria argentea (Savi) Savi, Bot. Etrusc. 1: 68. 1808.

E., Pa., Puerto de Piedras Luengas, 1300 m, (68-1423), $2n = 28$.

L'aire du *S. argentea* est plus méridionale et plus morcelée que celle du *S. coerulea*. La Sesslerie argentée croît en effet dans le Rif, les chaînes bétiques et cantabriques, les Alpes dont elle ne touche que la partie austro-occidentale, l'Italie, les Balkans et enfin l'Asie mineure où elle s'avance jusque dans le Caucase. Son nombre chromosomique établi par Avdulov (1931) a été confirmé sur une plante des Alpes maritimes (F., col de Castillon) par Guinochet & Logeais (1962). Ainsi dans la partie cantabro-alpine de son aire, le *S. argentea* ne semble pas avoir différencié de races chromosomiques.

Sesleria coerulea (L.) Ard., Animadv. Bot. Spec. Alt. 2: 18. 1763.

= *Sesleria calcaria* (Pers.) Opiz, Seznam: 91. 1852.

= *Sesleria varia* (Jacq.) Wettst., Verh. K. K. Zool.-Bot. Ges. Wien 38: 557. 1888.

E., Hu., Port de Vénasque, versant espagnol, 2350 m, (NEU K01767), $2n = 28$.

F., H.-P., Gavarnie, 1400 m, $2n = 28$.

Orophyte centre et ouest-européen, le *S. coerulea* offre dans l'ensemble de son aire la même valence tétraploïde. Les nombreuses indications cytologiques antérieures rapportent en effet toutes $2n = 28$ chromosomes et cela pour des populations des Alpes (Isère; de Litardière, 1949a), d'Islande (Löve & Löve, 1956), de Finlande (Sorsa, 1963), de Pologne (Bielecki, 1955) et de Hongrie (Ujhelyi, 1960). Les espèces les plus apparentées au *S. coerulea* sont les *S. heufleriana* Schur, taxon carpathique et *S. uliginosa* Opiz, espèce balkano-scandinave, tous deux également tétraploïdes (*S. heufleriana*: Rychlewski, 1959; Ujhelyi, 1959a. *S. uliginosa*: Bielecky, 1955; Rychlewski, 1955). Le *S. insularis* Sommier, taxon cyrno-sarde qui offre quelques stations en Toscane et aux Baléares, présente la même valence chromosomique (de Litardière, 1949a, sous *S. coerulea* var. *corsica* Hackel). De la Sesslerie bleuâtre est encore très affine le *S. sadleriana* Janka pour lequel Ujhelyi & Felföldy (1948) mentionnent $2n = 56$. D'après les auteurs précités, le *S. sadleriana*, taxon hongrois qui atteint la Slovaquie et la Styrie, dériverait par polyploidie du *S. coerulea* dont il serait ainsi le taxon de substitution oriental.

¹ *Oreochloa disticha* (Wulfen) Link subsp. *blanka* (Deyl) Küpfer, comb. nova $\equiv$ *Oreochloa blanka* Deyl, Opera Bot. Čechica 3: 244. 1946 (basionyme).

Si l'on adopte le démantèlement du genre tel que l'a proposé Deyl (1946), le genre *Sesleria* s.str. ne comprendrait que des espèces polyploïdes, les deux niveaux de polyploïdie étant tétraploïde et octoploïde. Seul ferait exception le *S. tenuifolia* Schrader des Balkans qui, avec un caryotype à $2n = 42$, serait hexaploïde (Avdulov, 1928). Cependant Ujhelyi (in Meusel & al., 1965) aurait trouvé dans cette espèce la valence octoploïde. Si ce résultat était confirmé, toutes les Sessleries auraient des nombres zygotiques multiples pairs de 14, valeur qui constituerait un nombre de base secondaire pour le genre. Les genres voisins (ou sections suivant les auteurs) *Oreochloa* (voir ci-dessus) et *Sesleriella* (genre limité au *S. sphaerocephala* [Ard]. Deyl) ne comprendraient en revanche que des taxons diploïdes (pour le *S. sphaerocephala* voir les travaux d'Ujhelyi [1960] et de Favarger [1965a]).

Helictotrichon montanum (Vill.) Henrard, Blumea 3: 430. 1940 $\equiv$ *Avena montana* Vill., Hist. Pl. Dauph. 2: 151. 1787.

= *Arrhenatherum sedenense* (Clarion ex Lam. & DC.) Breistr., Bull. Soc. Bot. France 110 (89^e Sess. Extraord.): 65. 1966.

F., Cantal, Plomb du Cantal, crête entre le Plomb et le Puy Brunet, 1800 m (NEU K01593), $n = 7$.

F., Cantal, Puy Mary, Pas de Roland, 1600 m, (71-1781), $2n = 14$.

E., Hu., Turbon, 2490 m (NEU K01590, K01592), $n = 7$, $2n = 14$.

E., Hu., Tozal de Guara, crête ouest, 2000 m, (NEU K01591), $n = 14$.

Orophyte sud-ouest européen, l'*H. montanum* offre trois aires principales, dans les Alpes occidentales, la chaîne pyrénéo-cantabrique et les Atlas et quelques stations isolées dans le sud de la France (Auvergne, Cévennes, Ardèche) et en Sierra Nevada (fig. 6).

L'*H. montanum* ayant récemment fait l'objet d'une étude cytotaxonomique très documentée (Gervais, 1973), il ne nous paraît pas utile de revenir sur tous les problèmes cytogénétiques, chorologiques et nomenclatureaux abordés par le travail de Gervais auquel nous renvoyons le lecteur. Nous en rappellerons cependant les principales conclusions. Gervais a mis en évidence deux races chromosomiques, diploïde et tétraploïde, et a brossé les grands traits de leur répartition dans le domaine pyrénéo-alpien et ibérique. Cependant il importait de compléter les données cytologiques relatives au versant sud des Pyrénées et surtout d'étudier les populations des Cévennes ou du Cantal, très importantes pour la compréhension des relations phytogéographiques entre les Alpes et les Pyrénées. La figure 6, inspirée dans ses grandes lignes des résultats de Gervais, laisse apparaître que la race diploïde occupe les Alpes occidentales, le Massif Central français, les Pyrénées orientales, la chaîne cantabrique (Picos de Europa) et la Sierra Nevada. La sippe tétraploïde quant à elle n'a été décelée jusqu'ici que dans les Pyrénées centrales. Il est aussi intéressant de noter que dans la chaîne pyrénéo-cantabrique, l'aire du taxon diploïde n'est pas continue. La race diploïde qui colonise toute l'extrémité orientale des Pyrénées et sans doute aussi les chaînes catalanes (Sierra de Cadi, etc.) s'avance à l'ouest jusqu'en Andorre, contourne par le sud l'aire occupée par la sippe tétraploïde pour atteindre le Turbon. Le cordon ombilical qui paraissait relier les populations cantabriques et pyrénéennes-orientales est coupé au niveau du Tozal



Fig. 6. — Carte de distribution de l'espèce collective *Helictotrichon montanum* (Vill.) Henrard établie d'après les résultats cytologiques de Gervais (1973) et nos propres numérations.

de Guara qui représente pourtant une des stations les plus australes de l'*H. montanum* dans les Pré-pyrénées aragonaises.

Se fondant sur une analyse très attentive de la méiose, qui révèle une fréquence élevée de multivalents (0 à 6 tétravalents), et sur des observations morphologiques et phénologiques, Gervais admet l'origine par autopolyploidie du taxon tétraploïde. Après avoir démontré que le type de l'espèce appartient à la sippe diploïde, il propose de subdiviser l'*H. montanum* en deux sous-espèces, correspondant chacune à une valence chromosomique. Il s'agit des *H. montanum* (Vill.) Henrard subsp. *montanum* et subsp. *planifolium* (Willk. & Lange) Gervais, Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. 88: 37. 1973.

D'après Gervais le subsp. *planifolium* est "caractérisé par une tendance au gigantisme, des feuilles généralement plus larges, des grains de pollen plus gros, une floraison plus tardive et une aire géographique propre".

Trisetum baregense Laffitte & Miégeville, Bull. Soc. Bot. France 21: 46. 1874.

F., H.-P., Cirque de Gavarnie, L'Oule, 1660 m, (NEU K01771), $n = 7$.

E., Hu., Port de Boucharo, versant sud-ouest, 2050 m, (NEU K01770), $n = 7$.

Le groupe d'espèces gravitant autour du *T. flavescens* comprend en Europe trois taxons principaux dont la valeur n'est plus contestée et une sippe pyrénéenne encore très controversée. Outre le *T. flavescens*, largement répandu des Carpathes à la chaîne cantabrique, en Afrique du Nord et en Transcaucasie, le groupe réunit le *T. alpestre* (Host) Beauv., alpino-carpathiques et le *T. subalpestre* (Hartman) Neuman (= *T. agrostideum* Fries), espèce nordique de la ceinture de bouleaux et de conifères de Fennoscandie et de Sibérie. Les *T. alpestre* et *T. subalpestre* sont dans certaines flores soumis à titre de sous-espèces au *T. flavescens*. En revanche, le rang du taxon pyrénéen n'est pas encore établi clairement, puisqu'il est tantôt considéré comme une bonne espèce sous le nom de *T. baregense*, tantôt rapporté comme synonyme du *T. subalpestre* ou traité comme race spéciale de ce dernier.

Récemment Chrtek (1967) après avoir révisé un important matériel d'herbier arrive à la conclusion que le *T. baregense* constitue bien une entité indépendante de l'espèce nordique. Les différences les plus significatives sont, d'après Chrtek, la dimension des épillets, plus courts chez le *T. baregense* que chez le *T. subalpestre* (longueur variant respectivement de 4 à 5.8 mm et 4.4 à 6.2 mm), et la longueur des arêtes (3.5 à 5.5 mm contre 4.5 à 6.6 mm). Au vu des mesures données par l'auteur tchèque, qui se chevauchent dans une large mesure, force est de reconnaître que l'on ne saurait fonder une séparation spécifique sur un critère aussi ténu.

Dans le protologue du *T. baregense*, Miégeville (1874) compare attentivement le nouveau taxon avec le *T. subalpestre* et mentionne plusieurs caractères distinctifs. Si quelques-uns des critères avancés ne sont pas tranchés, plusieurs nous paraissent significatifs.

- A maturité, la panicule du *T. baregense* est lâche, les rameaux inférieurs étant assez allongés, alors que dans le *T. subalpestre* l'inflorescence est plus contractée et étroite, ce qui lui a valu d'être parfois rapproché du *T. subspicatum* dont il est pourtant bien distinct.

- A l'anthèse, les épillets du *T. baregense* sont discolores, maculés de violets. En revanche ils sont vert-jaunâtre dans l'espèce nordique.
- Chez le *T. baregense* les nervures latérales de la lemme (de la fleur inférieure), peu excurrentes, se prolongent en deux mucrons courts (0 à 0.3 mm), blanchâtres, plus rarement fauves. Chez le *T. subalpestre*, les nervures longuement excurrentes forment deux mucrons brun fauve atteignant 0.5 à 1.2 mm.
- Un dernier critère qui ne semble pas avoir été utilisé jusqu'ici pour séparer le taxon pyrénéen de l'espèce nordique est la dimension des anthères qui sont 2 à 3 fois plus longues chez le *T. baregense* (cf. tableau 4).

Les critères relatifs au nombre de fleurs par épillet, à la largeur des glumes, à la dimension des arêtes et à la pubescence des gaines foliaires ou des rameaux de la panicule ne présentent en revanche qu'une valeur relative et par conséquent sont d'un emploi trop aléatoire pour être utiles. Dans son travail, Chrtek (l.c.) rapproche fort judicieusement les *T. baregense* et *T. alpestre*. En fait, certains individus des deux espèces offrent un habitus rigoureusement identique. Il s'agit de plantes à stolons courts, gazonnantes mais non cespiteuses, à tiges grêles, genouillées à la base. Toutefois l'extrémité de la lemme, la longueur de l'arête et surtout le degré de pubescence de l'ovaire suffisent à les différencier sans ambiguïté (cf. tableau 4). Alors que le port du *T. baregense* est relativement constant, celui du taxon alpin est plus variable. Dans les Alpes orientales en particulier (Autriche: Raxalpe, Schneeberg), il existe une forme à souche plus cespiteuse, à tige peu ou pas genouillée et à trichome foliaire plus développé. Remarquons enfin que le caractère relatif à la pubescence de l'ovaire ne constitue pas un argument valable pour nier toute parenté entre les deux espèces, car très souvent l'ovaire du *T. baregense* offre quelques rares soies entre la base des stigmates. De plus le f. *tirolensis* Hackel du *T. alpestre* possède un ovaire glabrescent. Il n'est donc pas exclu que les deux espèces dérivent d'un ancêtre commun.

Au point de vue cytologique, Ujhelyi (in Löve & Löve, 1961) et Pogan (in Skalinska & Pogan, 1971; matériel des Tatra occidentaux) ont trouvé le *T. alpestre* diploïde avec $2n = 14$ chromosomes. Nos résultats révèlent la même valence pour le *T. baregense* (fig. 4c). Quant au *T. flavescens*, il est tétraploïde (cf. Bolkhovskikh & al., 1969) tout comme le *T. subalpestre* qui a été étudié par Morrison¹ (1959; origine du matériel non précisée), Knaben & Engelskjön (1967; plantes de Norvège), Zhukova (1969; plantes du nord-est de l'U.R.S.S.). Ainsi au critère morphologique s'ajoute l'argument cytologique pour distinguer les *T. baregense* et *T. subalpestre*. Jusqu'à plus ample informé nous considérons les *T. baregense* et *T. alpestre* comme des schizoendémiques dont dérivent peut-être les taxons tétraploïdes *T. flavescens* et *T. subalpestre*. Notons que les deux tétraploïdes s'excluent de leurs territoires respectifs, le premier occupant un territoire plus austro-occidental.

En définitive, seule une étude expérimentale permettra de tirer au clair les liens phylétiques, sans doute réticulés, existant entre les taxons diploïdes et tétraploïdes et par conséquent de subordonner ces taxons. Aussi dans l'état actuel des connais-

¹ Dans les comptes rendus des séances du IX^e Congrès de botanique, Morrison (l.c.) cite le nombre $2n = 24$ pour le *T. subalpestre*. Comme il oppose ce caryotype à la valence diploïde de deux autres taxons tout porte à croire qu'il s'agit d'une erreur typographique et que le nombre trouvé pour le *T. alpestre* est bien $2n = 28$.

	<i>T. flavescens</i>	<i>T. alpestre</i>	<i>T. subalpestre</i>	<i>T. baregense</i>
	<i>n</i> = 14	<i>n</i> = 7	<i>n</i> = 14	<i>n</i> = 7
Hauteur des tiges	25 à 100 cm	10 à 25(-40) cm	15 à 30(-40) cm	10 à 25(-40) cm
Noeuds	3 à 4(-5), situés dans la 1/2 ou les 2/3 inférieurs, nus	2, situés dans le 1/3 inférieur (le supérieur rarement à mi-hauteur), recouverts par les gaines foliaires	1 à 2, situés dans le 1/3 inférieur, recouverts par les gaines foliaires	2, situés dans le 1/3 inférieur (le supérieur rarement à mi-hauteur), recouverts par les gaines foliaires
Gaines foliaires	glabrescentes à hirsutes ou pubescentes	pubescence très variable, parfois assez accusée	pubescentes	glabrescentes à pubescentes-hirsutes
Panicules	5 à 12 cm, lâches	4 à 8 cm, lâches	3 à 6 cm, contractées	3.5 à 6(-8) cm, lâches
Rameaux	scabres	lisses à scabriusculés sous l'épillet	scabres	scabriusculés
Epillets	subconcolores, verts ou fauves suivant le degré de maturité	discolores, verts ou fauves à la base, violacés et blanchâtres à l'extrémité	subconcolores vert pâle à fauves	discolores, verts ou fauves à la base, violacés et blanchâtres à l'extrémité
Lemme de la fleur inférieure	blanchâtre à fauve à l'extrémité, nervures latérales excurrentes en un long mucron (0.3 à 0.7 mm)	à marge scarieuse blanchâtre, nervures latérales peu excurrentes	à marge scarieuse fauve, nervures latérales excurrentes en un long mucron (0.5 à 1.2 mm)	à marge scarieuse blanchâtre ou fauve, nervures latérales peu ou pas excurrentes (mucron de 0 à 0.3 mm)
Arête de la fleur inférieure	5 à 11 mm	5.5 à 9 mm	4.5 à 7 mm	3.5 à 6 mm
Anthères de la fleur inférieure	1.8 à 2.4 mm	2 à 2.8 mm	0.6 à 0.9 mm	1.3 à 2.2 mm
Ovaire	glabre	velu dans la partie supérieure	glabre	glabre ou pourvu de quelques poils entre la base des stigmates

Tableau 4. — Morphologie comparée de quelques *Trisetum* du grex *flavescens*.

sances nous préférons maintenir pour chacun d'eux le rang d'espèce, même s'il paraît trop élevé.

Koeleria vallesiana (Honckeney) Bertol. in Roemer & Schultes, Mantissa 2: 346. 1824.

var. minoriflora Domin

- E., Gr., NW d'Iznalloz, Puerto del Zegri, 1000 m (NEU K01670), $n = 7$.
- E., Gr., entre Zujar et Baza, 850 m (NEU K01652), $n = 7$.
- E., Jaén, entre Pozo Alcon et le Puerto de Tiscar, 900 m (NEU K01640), $n = 7 + 1B$.
- E., Al., NW de Vélez Rubio, El Maimon, 1100 m (NEU K03257), $n = 7 + 0$ à 3B.
- E., Toledo, entre la Guardia et Dosbarrios, 650 m (NEU K01647), $n = 7$.
- E., Toledo, Dosbarrios, 750 m (NEU K01643), $n = 7$.

Formes ambiguës tendant vers le var. **minoriflora** Domin

- E., Hu., Tozal de Guara, versant sud, 1700 m (NEU K01662), $n = 7$.
- E., Hu., Puerto de Monrepos, versant sud, 1200 m (NEU K01658), $n = 7$.
- E., Hu., NE de Barbastro, aval de l'Embalse de Barasona, 500 m (NEU K01659), $n = 7$.
- E., Hu., SE de Jaca, Lanave, 800 m (NEU K01623), $2n = 14$.
- E., Tarragona, Sierra de la Musara, 800 m (leg. L. Zeltner), $n = 7 + 2B$.

var. intermedia (Timb.-Lagr.) Küpfer

- F., P.-O., Portaille d'Orlu, 2300 m (NEU K01730), $2n = 14$,
- F., P.-O., Vallée de Llo, 2000 m (NEU K01720), $n = 7$.
- F., P.-O., Puig de la Pelade, 1700 m (NEU K01723), $n = 7$.
- F., P.-O., Vallée du Galbe, 1750 m (NEU K01724), $2n = 14$.
- E., Hu., Port de Vénasque, 2300 m (NEU K01667), $n = 7$.
- F., H.-G., Val d'Esquierry, 1450 m (NEU K01703), $n = 7 + 1B$.
- F., H.-P., Gavarnie, 1500 m, (61-977), $2n = 14 + 2B$, $2n = 14$.
- F., H.-P., Vallée d'Aste, SW d'Arrens, 1000 m (NEU K01673), $n = 7$.
- E., León, Peña Ubiña, versant sud-est, 1800 m (70-109), $n = 7$.
- E., Somiedo, Picos Albos, 1700 m, $2n = 14$.

var. abbreviata Domin

- E., Gr., Sierra Nevada, SE de la Zubia, 1000 m (NEU K01637), $n = 14$.
- E., Gr., Sierra Nevada, Trevenque, 1800 m (NEU K01685), $n = 14$.
- E., Gr., Sierra Nevada, Dornajo, 2100 m (NEU K01719), $n = 14 + 1A$, $n = 14$.
- E., Jaén, Sierra del Pozo, Cabañas, 2000 m (NEU K01688), $2n = 28$.
- E., Te., Sierra de Javalambre, 1850 m (NEU K01694), $n = 14$.
- E., Te., Peñarroya, 1900 m (NEU K01727), $2n = 28$.
- E., Sa., sud de Reinosa, Puerto de Pozazal, 1000 m (NEU K01683, K01711), $n = 14 + 2B$.
- E., Pa., Sierra del Brezo, Peña Redonda, 1800 m (NEU K01684), $n = 14$.
- E., León, Riaño, 1050 m (NEU K01704), $n = 14 + 1A$, $n = 14$.
- E., Na., Alto de Loiti (NEU K01701), $n = 14$.
- E., Na., Pic d'Orhy, crête SW, 1900 m (NEU K01682), $n = 14$.
- E., Na., NE de Pamplona, Agorreta, 750 m (NEU K01631), $n = 14$.
- F., P.-A., Urdos, chemin de la Mâtre, 900 m (NEU K01627), $n = 14 + 1A$.
- F., P.-A., Col du Pourtalet, massif du Pic du Midi d'Ossau, 2000 m (J. bot. Rouen, NEU K01649), $n = 14$.
- F., P.-A., Aubisque, cirque du Litor, 1400 m (NEU K01661), $n = 14$.
- E., Za., Vallée de Roncal, Sigüés, 780 m (NEU K01697), $n = 14$.
- E., Za., Vera de Moncayo, 900 m (NEU K01624), $n = 14$.
- E., Hu., Tozal de Guara, 2050 m (NEU K01622), $n = 14$.
- E., Hu., Tozal de Guara, versant sud, est de San Cosme, 900 m (NEU K01629), $n = 14$.

- E., Hu., Peña de Oroel, 1700 m (NEU K01669), $n = 14$.
 E., Hu., Torla, 1100 m (NEU K01628), $n = 14 + 2A$.
 E., Hu., sud de Biesca, nord de Senegüé, 860 m (NEU K01642), $2n = 28$.
 E., Hu., nord de Jaca, Pico de la Garganta, 2400 m (NEU K01692), $n = 14 + 1A$.
 E., Hu., Puerto de San Barbara, versant sud, 750 m (NEU K01645), $n = 14 + 1A$, $n = 14 + 3A$.
 E., Hu., Puerto de Monrepos, versant sud, 1000 m, (NEU K01609), $n = 14$, $n = 14 + 1A$,
 $n = 14 + 2A$.
 E., Le., entre Isona et Boixols, 1100 m (NEU K01639), $n = 14$.
 E., Le., SW de la Sierra de Cadi, Puerto de Jou, 1550 m (NEU K01617), $n = 14 + 2A$.
 E., Ba., NW de Berga, Peguera, 1700 m (NEU K01663), $n = 14$.
 F., Ar., Montgailhard, Pain-de-Sucre, 620 m (NEU K01630), $n = 14$.

var. *vallesiana*

- CH., Neuchâtel, garide de l'Ermitage, 500 m, $2n = 42$.
 CH., Vs., entre Venthône et Miège, 900 m (NEU K01651), $n = 21$.
 CH., Vs., Les Follatères, 450 m (J. bot. Lausanne, 70-1188), $n = 21$.
 CH., Vs., nord d'Ollon, 500 m (NEU K01634), $n = 21$.
 I., Aoste, Château de Sarre, 600 m (69-1548), $n = 21 + 3A$.
 I., Torino, Val Cristone, 1250 m (NEU K01607), $n = 21$.
 F., H.-A., St-Crépin, 960 m (NEU K01606), $n = 21$.
 F., H.-A., Le Tallard, 650 m (J. bot. Rouen, 69-133), $n = 21$.
 I., Cuneo, Vallée du Gesso, près de Valdieri, 800 m (NEU K01618), $n = 21$.
 F., B.-A., entre Digne et Mezel, 650 m (68-433), $n = 21$.
 F., A.-M., Mt Mounier, sur La Cotte, 2000 m (NEU K01675), $n = 21$.
 F., Va., Ventoux, sur Malaucène, 450 m (NEU K01616), $n = 21$.
 F., Va., Ventoux, 1990 m (NEU K01635), $n = 21$.
 F., Gard, Les Angles près d'Avignon, 60 m (NEU K01657), $n = 21$.
 F., Lo., Causse Méjean, au-dessus de Les Vignes, Mas du Val, 850 m (NEU K01621),
 $n = 21$.
 F., Lo., entre Cabrillac et le Col de Perjuret, 1100 m (NEU K01644), $n = 21$.
 F., Aveyron, entre Peyrelau et Millau, 800 m (71-179), $n = 21$.
 F., Hérault, Aigne (J. bot. Rouen, 68-895), $n = 21$.
 E., Le., entre Solsona et Berga, 600 m (NEU K01665), $2n = 42$.
 E., Za., est de Zaragoza, Villafranca, 200 m (NEU K01726), $n = 21 + 1A + 1B$.
 E., Hu., SW de Huesca, Almodévar, 450 m (NEU K01671), $n = 21 + 3A$, $n = 21 + 1A$.
 E., Hu., est de Huesca, Siétamo, 550 m (NEU K01638), $n = 21$.
 E., Sa., Picos de Europa, Peña Vieja, 2050 m (NEU K01693), $n = 21$.
 E., Sa., Picos de Europa, Aliva, 1700 m (NEU K01614), $n = 21$.
 E., Valladolid, entre Tordesillas et Mota del Marqués, 720 m (NEU K01664) $n = 21$.

var. *alpicola* (Gren. & Godron) Domin

- F., Dauphiné (J. Bot. Lautaret, NEU K01611), $n = 21$.

Le *K. vallesiana*, considéré dans l'ensemble de son aire, n'est pas à proprement parler un orophyte, mais une espèce eurhypse qui croît des rochers maritimes à près de 3000 m d'altitude. Cependant son gradient altitudinal varie beaucoup dans les différentes parties de son aire et en particulier dans le domaine pyrénéo-alpin. Ainsi dans les Alpes occidentales, le *K. vallesiana* est étroitement lié aux enclaves xérothermiques des vallées sèches. Son intrusion à l'étage subalpin, exceptionnelle dans les Alpes valaisannes mais plus fréquente dans les Hautes-Alpes (var. *alpicola*) et dans les Alpes de Provence, est toujours discrète et à cette altitude n'influence pas notablement la physionomie des groupements végétaux. Dans les Pyrénées, en revanche, le *K. vallesiana* est une composante floristique commune à toutes les

formations xéro-mésophiles calcicoles: sur rochers, pentes rocailleuses ou éboulis en voie de colonisation, à des altitudes comprises entre 0 et 2800 m. Contrairement à ce qui se passe dans les Alpes, il est plus abondant aux étages subalpin et alpin qu'à basse altitude. Cette observation a motivé notre étude cytologique qui d'emblée fit apparaître une différence importante entre les populations alpiennes et pyrénéennes, les premières étant hexaploïdes alors que les plantes alticoles des Pyrénées centrales et orientales étaient diploïdes (Favarger & Küpfer, 1968; Küpfer, 1971c).

Le *K. vallesiana* s.l., calcicole strict, est inféodé aux stations à sécheresse édaphique accusée. Le centre de gravité de son aire est centre et est-ibérique, mais il déborde largement sur l'Afrique du Nord (Tunisie, Algérie, Maroc) et sur le sud de la France. En Italie, le *K. vallesiana* ne croît que dans le Piémont et en Ligurie, alors qu'en Suisse, s'il est encore fréquent en Valais, il devient plus rare dans les Préalpes occidentales et sporadique au pied du Jura. En France, il s'avance vers le nord jusque dans la région parisienne et atteint l'Alsace. Enfin, en Angleterre, il n'est signalé que dans le sud-ouest de l'île (Somerset). Son absence du Portugal est étonnante, mais il n'est pas exclu qu'il ait échappé jusqu'ici à l'observation ou que nous n'ayons pas eu connaissance de sa découverte récente. Remarquons cependant qu'il y est remplacé dans les stations favorables par les *Koeleria* du grex *caudata*, phénomène qui s'observe aussi dans certaines régions du sud-est de l'Espagne.

Plusieurs études ont déjà été consacrées au *K. vallesiana* s. l.

- Dans une monographie très détaillée du genre *Koeleria*, Domin (1907) subdivise l'espèce collective en deux sous-espèces qui comprennent quelque 22 unités infraspécifiques, mais il reconnaît toutefois que plusieurs sippes sont reliées entre elles par des formes de passage. Dans son jugement taxonomique, Domin ne fait appel qu'à la seule morphologie externe, sans aucune référence à l'histotaxie (du moins pour le *K. vallesiana*), à la chorologie ou à la cytologie. Du subsp. *vallesiana*, il sépare principalement le subsp. *castellana* inféodé aux collines gypseuses de Vieille- et de Nouvelle-Castille et décrit à l'origine comme une bonne espèce par Boissier & Reuter (1852). Ce taxon se distingue du type par ses inflorescences étroites et denses, ses épillets petits et par sa pubescence très prononcée qui confère à la plante un aspect gris argenté. Toutes les autres sippes sont de rang mineur, variétal et infravariétal.
- Paunero (1953) dans son étude des *Koeleria* espagnols adopte une position analogue et maintient la majorité des taxons cités dans la Péninsule ibérique par Domin. Ayant à sa disposition un important matériel d'herbier, l'auteur madrilène démontre que le *K. vallesiana* ne se prête guère à un démembrement, car la variation morphologique entre les types extrêmes est continue. Cependant elle rétablit le *K. castellana* au rang d'espèce.
- Le mérite d'Ujhelyi (1963, 1972) est de prendre en considération un éventail plus large de caractères. En effet, il ne se réfère plus à la seule morphologie extérieure, mais il a recours au critère cytologique et à l'étude des structures de l'épiderme. Malheureusement Ujhelyi ne disposait pas de plantes vivantes en quantité suffisante, aussi ses conclusions fondées sur la caryologie restent dans une large mesure spéculatives. De plus, dans son travail de 1972, il ne précise ni l'origine, ni le nombre des populations pour lesquelles il a établi la valence

chromosomique. Ainsi ses indications chorologiques reposent essentiellement sur des exsiccata dont il n'a étudié que l'aspect extérieur et l'épiderme. Créant la série *Setaceae* qui comprend tous les *Koeleria* à souche couverte de fibres entrelacées et à jeunes feuilles convolutées-sétacées, Ujhelyi (1963) subdivise le *K. vallesiana* en 5 espèces: *K. andreanszkyi* Ujhelyi, *K. pauneroi* Ujhelyi, *K. vallesiana* (Honckeney) Bertol., *K. castellana* Boiss. & Reuter et *K. linkii* Kunth.

Le *K. andreanszkyi*, diploïde, réunit les populations ibériques, nord-africaines et pyrénéennes à inflorescences étroites (~ 6 mm de diamètre) et denses, à anthères courtes (1.6 mm) et à épillets petits (3 à 4 mm). Les cellules de l'épiderme inférieur des feuilles des innovations sont petites et les champs de cellules siliceuses plurisériés. Le *K. pauneroi*, tétraploïde, groupe les populations espagnoles, pyrénéennes, françaises, suisses et anglaises qui offrent des panicules plus larges (9 mm) mais toujours denses, des épillets (5 à 5.5 mm) et des anthères (1.9 à 2 mm) plus longs. Les cellules épidermiques sont également plus grandes que dans l'espèce précédente. De toutes les espèces du ser. *Setaceae*, le *K. vallesiana* s.l. est le plus répandu puisqu'Ujhelyi le cite en Espagne, en France, en Italie, en Suisse et en Angleterre. Conformément à sa valence polyploïde (hexaploïde) il est plus robuste, ce qui se manifeste par ses épillets (6 à 8 mm) et ses anthères (2.2 mm) plus longs. La structure de l'épiderme varie beaucoup suivant l'habitat, mais les cellules sont en moyenne plus grandes que dans les taxons précédents. Quant aux *K. linkii*, synonyme du *K. vallesiana* var. *alpicola*, il croît selon Ujhelyi dans le Dauphiné et l'Hérault.

Il convient cependant de noter que dans la classification d'Ujhelyi, les différentes espèces ne sont guère définies que par des critères quantitatifs qui tiennent sans doute à la polyploïdie (Ujhelyi l'admet explicitement). De plus, elles sont en grande partie sympatriques. Ujhelyi mentionne à plusieurs reprises deux taxons dans la même station. Ainsi le *K. andreanszkyi* côtoierait le *K. vallesiana* à El Maimon (province d'Almeria) ou bien le *K. pauneroi* en Sierra de Gudar (province de Teruel). De même, le *K. vallesiana* voisinerait avec le *K. pauneroi* dans le Somerset (Angleterre).

Notre inventaire cytologique a porté sur quelque 70 populations disséminées des chaînes bétiques au Jura neuchâtelois et échelonnées entre 60 et 2400 m d'altitude. La distribution des différents cytotypes telle qu'elle apparaît sur la figure 7 appelle certaines remarques.

Les populations diploïdes embrassent à première vue deux territoires principaux, l'un à basse altitude en Nouvelle-Castille et en Andalousie, l'autre dans les étages subalpin et alpin des Pyrénées centrales et orientales. La sippe la plus fortement polyploïde (hexaploïde) occupe une aire plus septentrionale qui comprend selon toute vraisemblance l'ensemble des populations françaises (excepté les populations pyrénéennes), italiennes, suisses et anglaises (la numération de Maude [1940, in Löve & Löve, 1961] se rapporte sans doute à une plante d'Angleterre). Quelques stations éparses s'observent encore dans le bassin de l'Ebre et du Douro. Quant au tétraploïde, sa distribution est plus floue, mais dans certaines régions on peut dégager quelques tendances. Dans le sud et l'est de l'Espagne, les races diploïde et tétraploïde se comportent comme des pseudovicariants altitudinaux, la sippe tétraploïde remplaçant aux altitudes les plus élevées la sippe diploïde planitiaire. Il en est ainsi en Sierra Nevada et dans la Sierra del Pozo où l'on trouve le diploïde respec-



Fig. 7. - Carte de distribution de l'espèce collective *Koeleria vallesiana* (Honckeny) Bertol.

tivement à 850 m (entre Zújar et Baza) et 900 m (entre Pozo Alcon et Tiscar), alors que le tétraploïde s'observe entre 1000 et 2100 m en Sierra Nevada et à 2000 m au Cabañas (Sierra del Pozo). La sippe tétraploïde se rencontre encore sur les sommets de la Sierra de Javalambre et de Gudar et en de nombreuses localités du nord de l'Espagne et des Pyrénées occidentales. Dans cette dernière région, son amplitude altitudinale est très grande puisqu'elle croît aussi bien à 750 m en Navarre (Agorreta) qu'à 2400 m au nord de Jaca (Pico de la Garganta). Sur le versant français des Pyrénées, elle s'avance même jusqu'en Ariège, mais à basse altitude (Montgailhard, 620 m). Partout où les différentes races s'affrontent, la situation est plus confuse. Il en est ainsi dans l'Aragon et dans la chaîne cantabrique. Dans la province d'Huesca par exemple, les trois races s'observent à peu de distance l'une de l'autre et la seule remarque qu'on puisse faire sur leur distribution est le fait que l'hexaploïde n'a été décelé qu'en plaine. Les aires des deux autres cytotypes sont intriquées sans qu'il soit possible de tirer des conclusions de leur distribution. Au Tozal de Guara, le diploïde trouvé à 1700 m est cerné par le tétraploïde découvert respectivement à 900 et 2050 m. La situation est tout aussi compliquée dans la région du Puerto de Monrepos. Enfin, Dans la chaîne cantabrique, si le tétraploïde paraît le plus fréquent sur les sommets (Redonda, 1800 m) ou à moyenne altitude (Puerto de Pozazal, 1000 m), il n'exclut complètement ni le diploïde (Peña Ubiña, Picos Albos), ni la sippe hexaploïde. La présence de cette dernière à plus de 2000 m au Picos de Europa est étonnante, car hormis quelques populations alpiennes (Ventoux, Mounier) cette race ne végète qu'à basse altitude.

Si l'on confronte maintenant nos données cytogéographiques avec les indications chorologiques accompagnant les diagnoses publiées par Domin (l.c.) et par Ujhelyi (l.c.), force est de reconnaître qu'aucun de leurs taxons ne coïncide parfaitement avec l'une ou l'autre des races chromosomiques. Ainsi, Domin rapporte au var. *alpicola* des populations du Lautaret (Alpes françaises) et du Port de Vénasque (Pyrénées centrales) qui d'après nos recherches sont respectivement hexaploïde et diploïde. Au var. *vallesiana* le même auteur rapporte des populations hexaploïdes (Neuchâtel) mais aussi diploïdes (Val d'Esquierry) et sans doute tétraploïdes (Foix). Quant aux espèces d'Ujhelyi, elles recouvrent également plusieurs valences chromosomiques. Le *K. andreanszkyi*, diploïde d'après l'auteur hongrois, est cité par lui en Sierra de Gudar à des altitudes où nous n'avons décelé que des tétraploïdes. De même les populations vaudoises (CH.) du *K. pauneroi* sont selon toute probabilité hexaploïdes comme les plantes du Jura neuchâtelois et non pas tétraploïdes comme le suppose Ujhelyi.

Les contradictions entre nos résultats cytologiques et les conclusions taxonomiques d'Ujhelyi (1963) ou de Domin (1907) démontrent à nos yeux que les critères invoqués par les auteurs précités ne sont pas décisifs. Nos observations morphologiques devaient confirmer qu'il existe de nombreux termes de passage entre les différentes sippes. Il apparaissait évident aussi que la variation phénotypique était en relation étroite avec les conditions écologiques. Il importait par conséquent de tester la stabilité des caractères morphologiques et anatomiques afin de déterminer si les différentes formes observées n'étaient que des accommodats ou au contraire dépendaient de facteurs géniques. A cette fin nous avons procédé à des cultures comparées. Les plantes ont été cultivées en pots à partir de caryopses récoltés sur des populations spontanées. Après deux années de culture, des témoins ont été séchés au moment de l'anthèse et comparés aux exsiccata des populations naturelles. De cette confrontation, il est ressorti que les conditions de culture, humidité plus

grande et sol plus riche que dans le milieu naturel, n'ont d'autres influences que d'augmenter la vitalité qui se traduit par un accroissement de la dimension des feuilles, des panicules, des épillets et des anthères. En revanche, les caractères qualitatifs, feuilles adultes planes ou sétacées, inflorescences lâches ou denses, larges ou étroites, ne sont pas modifiés. Il est aussi très intéressant de noter que la structure anatomique des limbes foliaires ne subit aucune transformation notable. Les individus issus de populations à feuilles convolutées-sétacées, dépourvues de cellules bulliformes et à faisceaux de sclérenchyme très développés, gardent tous les caractères parentaux (fig. 8a, b). Ces formes qui croissent dans des stations très sèches et à basse altitude ne sont donc pas de simples accommodats. Leur phénotype particulier correspond à une combinaison génique propre. Des observations semblables ont été réalisées sur des populations à feuilles planes et à tissu bulliforme bien développé.

Le deuxième fait intéressant est qu'à chaque degré de polyploïdie correspond un large éventail d'écotypes. Tout se passe comme si chaque race chromosomique avait gardé toutes les potentialités morphologiques primitives et que les conditions extérieures n'assurent que le triage des biotypes. Dans les stations sèches, la sélection favoriserait les individus à xéromorphose accusée, à savoir à feuilles sétacées, courtes, falciformes, convolutées, dépourvues de cellules bulliformes et à pubescence plus prononcée. L'identité des structures foliaires des populations de Pozo Alcon (2x), de Torla (4x) et du Ventoux (6x) est à cet égard très instructive (fig. 8a, f, h). Dans les populations orophiles ou plus septentrionales, les conditions d'humidité plus variables ont pour corollaire une augmentation de la surface foliaire. Les feuilles sont plus larges (au moins les plus âgées), à cellules bulliformes très différenciées et à faisceaux de sclérenchyme nombreux mais étroits et distants. La comparaison de l'anatomie foliaire des échantillons du Galbe (2x), de l'Aubisque (4x) et d'Ollon (6x) en témoigne (fig. 8c, d, g). Nous étions donc placés devant l'alternative suivante: utiliser à l'instar de nos prédécesseurs les seuls critères morphologiques et réunir sous le même pavillon les sippes offrant par exemple les mêmes structures foliaires ou alors faire coïncider la séparation taxonomique avec la variation de nombres chromosomiques. C'est à cette dernière solution que nous nous sommes ralliés. Notre découpage du *K. vallesiana* s.l. reste sans doute en partie artificiel, mais il donne une part plus large aux données chorologiques et cytologiques que les travaux antérieurs. D'autre part, il est hors de doute que toutes les sippes sont proches parentes. Leur délimitation est délicate et les critères quantitatifs l'emportent presque toujours sur les caractères qualitatifs. En dépit de l'importance que nous attachons à l'argument cytologique, nous ne pouvons nous résoudre à considérer les maigres différences morphologiques comme suffisantes pour justifier le rang spécifique proposé par Ujhelyi (1963). Nous avons préféré réunir tous les taxons sous le pavillon du *K. vallesiana* en les rattachant à titre de variété, statut qui offre l'avantage de rendre plus apparentes leurs affinités étroites.

Comme notre étude n'est pas terminée, nous avons retenu des combinaisons qui ne nécessitent aucun changement de nomenclature. Ainsi, pour chaque taxon, nous avons choisi des épithètes déjà validées au rang de variété et attachées à un type dont le *locus classicus* permet de reconnaître en toute sécurité à quelle valence chromosomique il appartient.



Fig. 8. — Anatomie foliaire de *Koeleria vallesiana* (Honckeny) Bertol.
 Var. *minoriflora*: a (Pozo Alcon, NEU K01640, témoin récolté in situ); b (même population, cultivée au J. bot. Neuchâtel). Var. *intermedia*: c (Vallée du Gable, NEU K01724). Var. *abbreviata*: d (Aubisque, NEU K01661); e (Dornajo, NEU K01719); f (Torla, NEU K01628). Var. *vallesiana*: g (Ollon, NEU K01634); h (Ventoux, NEU K01616); i (SW de Huesca, NEU K01671).

Sippes diploïdes

A la valence diploïde correspondent deux taxons qui offrent des caractéristiques morphologiques, écologiques et chorologiques propres. Le taxon le plus méridional croît dans des localités très xériques des étages méditerranéens arides et semi-arides et s'intègre entre 400 et 800 m à des formations "steppiques" à Sparte (*Lygeum spartum*) ou à Retam (*Retama sphaerocarpa*). A des altitudes plus élevées (800 à 1500 m) il pénètre dans les "matorrales" à *Quercus coccifera* ou *Quercus ilex*, voire dans des groupements plus dégradés, les "tomillares" (landes à thym). Parmi les taxons décrits antérieurement, le var. *minoriflora* Domin correspond sans doute à cette sippe diploïde. Domin (l.c.: 86) le définit entre autre par "spiculis conspicue diminutis tantum 3-4 mm longis" sur la base d'un échantillon de la province d'Alicante ("E., Alicante, in pascuis ad Sierram Castalla, 500-600 m, 1890, *Porta & Rigo* 675" [in Domin, l.c.]). Le type du *K. andreanszkyi* de la Sierra de Maimon appartient à ce taxon qui se distingue des autres formes du *K. vallesiana* par ses inflorescences cylindriques [15 à 30(-45) mm x 6 à 8 mm]¹, étroites, denses, à anthères (1.6 à 2 mm) et épillets (3.5 à 4.5 mm) courts, par ses feuilles inférieures convolutées-sétacées, à section étroite (~0.5 mm de diamètre). En coupe transversale, les feuilles des innovations sont caractérisées par le petit nombre de nervures (9 à 11), par leurs 3(-5) côtes internes peu saillantes et par leurs faisceaux de sclérenchyme externe larges, parfois confluent deux à deux et par l'absence de cellules bulliformes (fig. 8a, b).

La deuxième sippe diploïde est un orophyte des Pyrénées orientales et centrales qui a retenu l'attention de plusieurs botanistes. C'est à Timbal-Lagrange (1864) que nous empruntons l'épithète *intermedia* appliquée à un taxon récolté au-dessus de l'Hospice de Vénasque (E., Hu.). Pour Timbal-Lagrange cette variété diffère "du véritable *K. setacea* Pers., commun au sommet du Port de Vénasque, par ses chaumes courts et épais, tomenteux; par ses gaines un peu enflées et son épi presque aussi large que long, très condensé". Notons d'abord que l'auteur français cherchait à distinguer sa nouvelle variété du "véritable *K. setacea*" (= *K. vallesiana*) du Port de Vénasque. Or la plante du Port de Vénasque est diploïde, n'appartient pas à la variété typique du *K. vallesiana* et ne diffère de la plante décrite par Timbal-Lagrange que par ses chaumes glabres, critère insuffisant pour justifier une nouvelle coupe. En effet, la pubescence des tiges ou des inflorescences n'offre aucun intérêt taxonomique, car toutes les variétés du *K. vallesiana* peuvent présenter des formes glabres et des formes pubescentes. Selon nous, le critère le plus convaincant porte sur la forme de l'inflorescence "presque aussi large que longue", caractère qui est bien exprimé dans nos échantillons du Port de Vénasque. Dans le var. *intermedia*, nous incluons le subsp. *humilis* Br.-Bl., décrit par Braun-Blanquet (1945a) et dont l'échantillon typique provient de la Vallée de Planès (P.-O., 2500-2600 m). Nous lui rapportons aussi le f. *lobulata* Domin dont la station classique est précisément le Port de Vénasque.

Le var. *intermedia* diffère du var. *minoriflora* par ses inflorescences ovoïdes [(10-)15 à 20(-25) mm x 9 à 13 mm], larges, parfois un peu lobées et par les feuilles

¹ Les inflorescences ont toujours été mesurées à l'anthèse; avant et après la floraison elles sont en revanche plus étroites. Pour la mensuration des anthères, nous nous sommes constamment référé à l'androcée de la fleur inférieure car les anthères des fleurs supérieures sont en général plus petites.

des innovations larges, en général planes ou peu convolutées (au moins les plus âgées), à nervures plus nombreuses (10 à 15), à 5 côtes internes saillantes, à faisceaux de sclérénchyme externe étroits, espacés, et à cellules bulliformes très développées (fig. 8c). Il colonise indifféremment, de l'étage montagnard à quelque 2800 m et en toute exposition, tous les sols bruts calcimorphes ou les rochers calcaires. Il s'intègre ainsi aux pelouses à *Festuca scoparia* et à la végétation des rochers qui abritent le *Potentilla caulescens* ou les *Potentilla alchemilloides* et *Asperula hirta*. Au-dessous de 1500 m sur le versant aragonais des Pyrénées, il existe quelques termes de transition entre les deux variétés. Ces individus intermédiaires (Embalse de Barasona, Lanave, etc.) ont des inflorescences plus étroites et des feuilles sétacées à cellules bulliformes faiblement différenciées. A première vue, elles paraissent plus proches du var. *minoriflora* que du var. *intermedia*.

Sippe tétraploïde

Le taxon tétraploïde est sans contredit le plus embarrassant. Son aire est difficile à circonscrire et ses caractéristiques morphologiques assez floues. Il est cependant hors de doute que le var. *abbreviata* Domin possède bien cette valence chromosomique puisque dans les deux stations classiques désignées par Domin, la Sierra Nevada et la Peña Redonda, le *K. vallesiana* s'est trouvé tétraploïde. Le *K. pauneroi*, tétraploïde d'après Ujhelyi, doit donc être ramené au var. *abbreviata* qui, par son aspect extérieur, tient autant du var. *minoriflora* que du var. *intermedia*. Du premier se rapprochent les formes de moyenne altitude (750 à 1000 m) de l'Espagne septentrionale, qui offrent en particulier les caractéristiques foliaires des populations xérophiles. En revanche, les formes alticoles des Pyrénées occidentales, de la chaîne cantabrique et du sud-est de l'Espagne sont par leur morphologie plus affines du var. *intermedia*, mais en diffèrent néanmoins par leurs inflorescences cylindriques [15 à 40 × 8 à 11(-12) mm]. Contrairement à ce qui se passe au niveau diploïde, la séparation morphologique et géographique des types extrêmes n'est pas tranchée et pour l'instant du moins nous croyons préférable de réunir dans le var. *abbreviata* toutes les formes tétraploïdes. Dans l'état actuel de nos recherches seuls des caractères quantitatifs, difficiles à appréhender nous permettent de distinguer cette sippe dont les épillets [(4.2-)4.8 à 6(-6.6) mm], les glumes supérieures [(3.8-)4.2 à 5.4 mm] et les anthères [2 à 2.4(-2.5) mm] offrent des dimensions intermédiaires entre celles des diploïdes et des hexaploïdes. Enfin, l'anatomie foliaire est très variable suivant qu'il s'agit de populations orophiles ou de stations sèches (fig. 8d-f).

Le large gradient morphologique du var. *abbreviata* va de pair avec une grande souplesse écologique. En Sierra Nevada, le var. *abbreviata* est répandu dans les "matorrales" à xérophytes épineux (alliance du Xeroacanthion) ou dans les pelouses très dégradées ou végètent les *Avenochloa bromoides*, *Helictotrichon sarracenorum*, *Scabiosa pulsatilloides*, *Santolina rosmarinifolia*, etc. Dans la zone du Cerro Cabañas ou de la Sierra de Javalambre, cette race participe encore à des formations du Xeroacanthion alors que dans la Sierra de Gudar les conditions optimales à son développement sont réalisées dans des pelouses qui appartiennent au Festucion scopariae. Enfin dans le nord de la péninsule, le var. *abbreviata*, en liaison avec son caractère eurhypse, participe à des formations très variées, mais toutes calcicoles, allant des groupements du Xerobromion à ceux du Potentillon caulescentis.

Au point de vue cytologique, la microsporogenèse du tétraploïde est en général régulière en dépit de la présence de quelques tétravalents (fig. 4e). Les résultats de nos observations sont résumés dans le tableau 5. La méiose n'est pas notablement perturbée par la formation de 0 à 4 tétravalents. La fréquence des cellules offrant des appariements multiples varie beaucoup suivant les individus (respectivement 18, 51 et 66%). Notre étude n'intéresse malheureusement qu'un individu de chaque population aussi la portée de ces variations nous échappe-t-elle. Si des études ultérieures démontraient que les valeurs qui apparaissent dans le tableau ci-dessous sont le reflet de populations, la différence dans les comportements méiotiques des populations du Dornajo (Sierra Nevada), de Riaño (chaîne cantabrique) et du Puerto de Monrepos (Pré-pyrénées aragonaises) laisserait penser qu'une partie des multivalents pourrait être imputable à des phénomènes de caténation d'hybrides structuraux ou alors que les différentes populations tétraploïdes auraient une origine indépendante, à partir de sippes diploïdes distinctes.

Habituellement l'anaphase I est symétrique et chaque noyau fils hérite de 21 chromosomes. Les microspores qui résultent de la méiose sont donc régulières. Plus rarement, la séparation inégale d'un tétravalent entraîne une distribution irrégulière (22-20) des chromosomes, ce qui explique bien que puissent se former des hyperploïdes (observés dans 24% des populations). Ce phénomène offre une fréquence inhabituelle dans la population du Puerto de Monrepos (*K01609*) ou d'ailleurs le taux de cellules qui présentent des multivalents est très élevé (66%). Ce comportement particulier conduit à la formation de tétrades anormales avec micronuclei (60% environ). Dans certaines populations (Tozal de Guara, Peña de Oroel), les multivalents qui se constituent au cours de la prophase persistent rare-

Provenances	Gr., Dornajo	León, Riaño	Hu., P. de Monrepos
N ^o des populations étudiées	<i>K01719</i>	<i>K01704</i>	<i>K01609</i>
Configurations	Fréquences en %		
14 //	82	49	34
12 // + 1 IV	14.5	36	41
10 // + 2 IV		8.5	19
8 // + 3 IV		4.5	3.5
6 // + 4 IV			0.5
Configurations accessoires	3.5	2	2
Nombre de cellules-mères étudiées	116	69	176
Configurations accessoires: 12 // + 1 /// + 1 I; 10 // + 1 IV + 1 /// + 1 I			

Tableau 5. — Configurations méiotiques lors de la métaphase I chez le var. *abbreviata* (4x).

ment au-delà de la diacinèse; les métaphases I sont alors formées presque exclusivement de bivalents.

Sippes hexaploïdes

Le type de l'espèce *K. vallesiana* appartient de toute évidence à la valence hexaploïde; nos résultats cytologiques obtenus sur trois populations valaisannes et sur toutes les autres populations alpiennes et jurassiennes en témoignent. L'aire totale du var. *vallesiana* comprend sans doute l'ensemble des populations européennes extra-ibériques et non proche pyrénéennes. Sa distribution exacte en Vieille-Castille reste à établir, mais elle est certainement plus importante que ne le laisse apparaître la figure 7.

D'une manière générale le var. *vallesiana* est plus robuste; son inflorescence est plus lâche, parfois un peu interrompue ou lobée à la base, cylindrique à oblongue [20 à 80 × (8-)11 à 13(-15) mm]; ses épillets [(4-)5.5 à 7.5 mm], ses glumes supérieures [(3.6-)5 à 6.3 mm] et ses anthères (2.4 à 3.2 mm) sont plus grands que dans toutes les autres variétés. Dans la forme la plus courante, les feuilles sont assez larges, multinerviées (11 à 15), à cellules bulliformes bien développées (fig. 8g), mais comme dans les variétés précédentes, les formes de stations très xériques possèdent des feuilles adaptées à la sécheresse (fig. 8h, i).

Au point de vue écologique, le var. *vallesiana* peut être considéré comme une espèce différentielle du Stipeto-Poion carnioicae par rapport à l'alliance vicariante orientale, le Stipeto-Poion xerophilae. En effet, le *K. vallesiana* manque complètement dans le Sondrio, le Vintschgau, l'Oberrhodental, l'Oberinntal, etc. Toutefois, sur la base d'un échantillon de Sieber, plusieurs flores le mentionnent dans l'Oetzal, mais cette indication n'est pas reprise dans le "Catalogus florae austriacae" de Janchen (1959). En revanche, dans les vallées sèches de la moitié occidentale des Alpes (Valais, Aoste, Maurienne, Durance) le *K. vallesiana* est très fréquent et participe avec un coefficient d'abondance-dominance élevé à toutes les formations herbacées calcicoles méso-xérophiles. Dans les régions françaises soumises au climat méditerranéen, le var. *vallesiana* est une des composantes les plus constantes des groupements arbustifs et des pelouses maigres (Ononido-Rosmarinetea). Plus au nord, il s'intègre toujours à des formations héliophiles, incluses dans le Xerobromion erecti.

Le déroulement de la méiose de l'hexaploïde est plus régulier encore que chez le tétraploïde et la fréquence de cellules-mères qui offrent des multivalents (en général un seul IV) tombe aux environs de 10% (fig. 4f). La formation d'hexavalents est exceptionnelle puisque nous n'en avons observé indiscutablement que dans deux cellules-mères de la population du Mt Mounier. La régularité plus grande de la syndèse a pour corollaire un abaissement du taux d'aneuploïdes (12%) par rapport aux tétraploïdes.

A la valence hexaploïde répond aussi le var. *alpicola* (= *K. linkii* Kunth) décrit des Alpes du Dauphiné et qu'Ujhelyi (1963) cite encore de l'Hérault et Domin (1907) des Pyrénées (par confusion avec les var. *intermedia* et *abbreviata*). Notre expérience du var. *alpicola* est insuffisante pour que nous puissions nous prononcer sur sa valeur taxonomique. Nous le maintenons provisoirement au rang de variété et nous serions tenté de le considérer comme un endémique orophile du Dauphiné. Le trait saillant de sa morphologie est la forte pubescence de la moitié supérieure

des chaumes. Les dimensions des épillets, des glumes et des anthères correspondent en gros à celles du var. *vallesiana*, ce qui est conforme à sa valence hexaploïde.

En définitive, les faits exposés ici tendent à démontrer l'étroite parenté de tous les *Koeleria* à souche couverte d'un réseau fibrilleux. Si la variation cytologique est brusque, le gradient morphologique est continu. Tout porte à croire que les races polyploïdes dérivent des taxons diploïdes par autopolyploïdie ou plus vraisemblablement par allopolyplôïdie génique. Ainsi, à l'origine du tétraploïde, on peut imaginer une hybridation, suivie d'un redoublement du nombre chromosomique, entre les var. *minoriflora* et *intermedia*, nés eux-mêmes d'un ancêtre commun et dont les génotypes auraient gardé une structure suffisamment proche pour permettre la formation de multivalents. Quant à la race hexaploïde, la rareté des multivalents n'implique pas nécessairement la participation d'une autre espèce, car des remaniements structuraux ont peut-être effacé une partie des homologies primitives des six génômes du var. *vallesiana*.

Dans nos conclusions taxonomiques, l'argument cytologique prime sur le critère morphologique et l'on pourrait nous objecter que la polyplôïdie a pu prendre naissance indépendamment dans plusieurs régions distinctes, ce qui reviendrait à dire que l'orophyte bétique tétraploïde dérive du diploïde des plaines andalouses, que le diploïde pyrénéen a engendré le tétraploïde de l'Espagne septentrionale ou que l'hexaploïde est né simultanément aux Picos de Europa, en Vieille-Castille et dans le sud de la France. Cette hypothèse séduisante pourrait donner l'impression de mieux respecter les données de la morphologie. En réalité il n'en est rien, car le tétraploïde névadéen n'est pas plus affine du diploïde andalou que du tétraploïde nord-ibérique. D'autre part tout porte à croire que les différentes populations du Ventoux appartiennent bien au même taxon, pourtant les individus croissant à 450 m offrent une xéromorphose très accusée alors que les populations sommitales ont l'habitus et les caractères anatomiques des populations mésophiles. Toutefois, il convient de réserver l'avenir, car seule une étude expérimentale permettra de mieux saisir la genèse et la filiation des différents taxons.

En résumé nous proposons de subdiviser l'espèce collective *K. vallesiana* en cinq variétés, soit:

K. vallesiana (Honckeny) Bertol.

var. *vallesiana*

var. *alpicola* (Gren. & Godron) Domin

var. *abbreviata* Domin

var. *minoriflora* Domin

var. *intermedia* (Timb.-Lagr.) Küpfer, **comb. nova** $\equiv$ *Koeleria setacea* (Pers.) DC.

var. *intermedia* Timb.-Lagr., Bull. Soc. Bot. France 11: 139. 1864 (basionyme).

= *K. vallesiana* subsp. *humilis* Br.-Bl., Trav. Soc. Pharm. Montpellier 4: 222. 1945.

Poa cenisia All., s.l., Auct. Fl. Pedem.: 40. 1789 (incl. *P. fontqueri* Br.-Bl.)

F., B.-A., Cayolle, éboulis schisto-calcaire, 2100 m (68-1371), $2n = 49$.

E., Ge., massif du Puigmal, Pic du Pas dels Lladres, versant sud-est, éboulis mixte (schistes métamorphiques et calcaires), 2500 m (NEU K01755), $2n = 49$.

E., Hu., Sierra Negra, versant sud, schistes siliceux, 2550 m (NEU K01752), $2n = 49$.

F., H.-P., Lac de Cap de Long, 2100 m (J. bot. Versailles, 69-1164), $2n = 49$.

E., Hu., Val de l'Estarron, sud-ouest du Collado de la Magdalena, éboulis siliceux, 2130 m (NEU K01756), $2n = 49$.

E., León, Sierra de Cabrera, sud-est du lago de la Baña, Picón, schistes siliceux, 1900 m (NEU K01743), $2n = 49$.

Primitivement considérée comme arctico-alpine, l'aire du *P. cenisia* s'est rétrécie au cours de ces trente dernières années comme une peau de chagrin. Successivement elle a été amputée des populations nordiques, détachées sous le nom de *P. arctica* R. Br., des populations carpathiques, nommées *P. granitica* Br.-Bl., et enfin du *P. fontqueri* Br.-Bl. pyrénéen. Dans son acception la plus étroite, le *P. cenisia* ne serait donc qu'un endémique panalpin. Cependant, tous les auteurs ne donnent pas un sens aussi restreint au binôme *P. cenisia*. Si l'ensemble des populations nordiques est rapporté au *P. arctica*, taxon très variable dont on a décrit plusieurs sous-espèces, la situation est différente dans les Carpathes où le *P. cenisia* est également signalé. En effet, d'après Serbănescu (1971), le *P. cenisia* se trouve en diverses localités des Alpes de Transylvanie. Cet auteur cite dans la même chaîne le *P. granitica* qui est cependant plus répandu dans le nord des Carpathes orientales et dans les Carpathes occidentales. Au sein du *P. granitica*, on a distingué plusieurs taxons infraspécifiques dont le subsp. *disparilis* E. I. Nyárády qui est parfois traité comme une bonne espèce (*P. deylli* Chrtek & Jirásek).

C'est à Braun-Blanquet (1945a) que l'on doit la description du *P. fontqueri*. D'après cet auteur "la présence du *P. cenisia* dans les Pyrénées est très douteuse". Cependant, cette opinion n'est pas partagée par Gaussen (1961) qui cite principalement le *P. cenisia* dans son "Catalogue de la flore des Pyrénées" et ne mentionne que brièvement le *P. fontqueri* pour la partie orientale de la chaîne. Braun-Blanquet (1947) devait par la suite rapporter au *P. fontqueri* le matériel corse. Quant à Contandriopoulos (1962), elle incline à penser que le *P. fontqueri* coïncide avec la plante décrite par Schmidt (1933) en Sardaigne sous le nom de *P. cenisia* subsp. *sardoa*, en vertu de la situation géographique voisine des deux taxons et de leur écologie identique (éboulis siliceux). Pour leur part, Barbero & Bono (1967) comparant leurs échantillons de la chaîne siliceuse du Mercantour-Argentera (I., province de Cúneo) avec ceux de Corse les ont trouvés identiques. Enfin dans la chaîne cantabrique, Losa & Montserrat (1952), après avoir confronté un *Poa* à feuilles distiches de Curavacas (E., province de Palencia) avec le *P. fontqueri* des Pyrénées orientales le rapportent au *P. cenisia*. En revanche, les plantes que nous avons récoltées dans une localité très voisine [E., Sa., Peña Prieta, SE du Puerto de San Glorio, Portillo de las Yeguas, schistes siliceux, 2000 m (NEU K01753)] sont parfaitement conformes au *P. fontqueri*. Losa & Montserrat mentionnent également une récolte du *P. cenisia* à Arvas (E., León) par Gandoger. Signalons enfin que nous avons trouvé dans un éboulis siliceux de la Sierra de Cabrera, un *Poa* du grex *cenisia* très affine du *P. fontqueri*. A notre connaissance, ce taxon n'a jamais été indiqué dans cette chaîne où il atteint selon toute probabilité sa limite occidentale absolue. L'aire du *P. fontqueri* serait en définitive assez large.

La variabilité cytologique relevée chez les taxons gravitant autour du *P. cenisia* est liée à des phénomènes d'apomixie. Le *P. arctica* se signale par une série aneu-ploïde dont les termes extrêmes sont les valences $2n = 38$ et $2n = 92$ (cf. Bolkhovskikh & al., 1969). Des observations similaires ont été réalisées par Skalinska et ses collaborateurs (cf. Bolkhovskikh & al., l.c.) chez le *P. granitica* où les nombres chromosomiques vont de $2n = 48$ à $2n = 94$. L'agamospermie n'a pas encore été

démontrée dans le matériel alpien pour lequel Favarger (1959 et résultats non publiés) a mis en évidence trois races chromosomiques, soit $2n = 28$, $2n = 42$ (non publié) et $2n = 50-55$. Récemment, Bajon & Greber (1971) ont compté $2n = 49$ chromosomes sur des méristèmes radiculaires du *P. cenisia* récolté sur silice dans le massif du Taillefer (F., Isère).

Le nombre chromosomique ($2n = 56$) du *P. fontqueri* a été établi par Contandriopoulos (1962) sur du matériel corse. Dans une première approche du matériel pyrénéen (F., P.-O., Péric), nous avions publié en collaboration avec Favarger (Küpfer & Favarger, 1967) un nombre approximatif, à savoir $2n = c. 56$, que nous pensions alors pouvoir interpréter comme octoploïde. Cependant la méthode des coupes après fixation au Nawaschin que nous avons utilisée alors ne permet pas d'assurer chez les hauts polyploïdes une numération exacte, surtout lorsque les chromosomes sont longs. Par la suite, nous avons repris l'étude de quelques autres populations pyrénéennes et cantabriques en nous référant cette fois à des images de la méiose. Nos résultats n'ont pas confirmé notre première évaluation. Sur toutes les populations dont nous avons établi le nombre chromosomique en toute certitude, nous avons décelé $2n = 49$ chromosomes (caryotype heptaploïde) et cela aussi bien sur le matériel des Pyrénées orientales que centrales. Il convient de noter que contrairement aux observations de la majorité des auteurs qui se sont intéressés aux *P. granitica* et *P. arctica*, le nombre est ici toujours euploïde. Tout porte à croire qu'avec une telle valence chromosomique les plantes pyrénéennes doivent se reproduire par apomixie. L'apparition exceptionnelle de bulbilles dans les inflorescences, que nous avons observées au cours de l'été 1971 sur plusieurs individus en culture, d'origine pyrénéenne (Puigmal, Cap de Long) et alpine (Cayolle), parle dans le même sens car la viviparie est souvent liée à l'agamospermie. D'autre part, en raison du nombre impair de génomes, la méiose est irrégulière. A la prophase I, les chromosomes s'organisent en *I*-, *II*- et *III*-valents, plus rarement en *IV*-, *V*-, et *VI*-valents. Le nombre d'univalents varie entre trois et une dizaine, alors que les bivalents sont en général assez nombreux (10 à 16 environ). Les métaphases sont toujours difficiles à lire et il est rare de pouvoir les interpréter sans ambiguïté. La métaphase reproduite par la figure 9a présentait la configuration suivante: 3 *I* + 14 *II* + 6 *III* (matériel du Puigmal). Les images les plus favorables apparaissent lors de l'anaphase I, chaque fois que les univalents se répartissent au hasard sans se diviser (fig. 9d, matériel de la Cayolle). Les figures sont alors très proches de celles qu'on peut observer dans un matériel à méiose régulière. Toutefois la distribution des chromosomes est nécessairement asymétrique. Les séparations 25-24 (fig. 9c, matériel de Castanesa) ou 26-23 sont les plus fréquentes. Dans bien des cas, l'anaphase I est troublée par le clivage précoce d'univalents; les plaques sont alors très difficiles à interpréter. La figure 9b montre une anaphase I du matériel de la Cayolle où six univalents sont en voie de se cliver alors que les deux pôles héritent respectivement de 21 et 22 chromosomes normaux (formés de deux chromatides). Les troubles méiotiques influencent inévitablement la qualité du pollen dont le taux de microspores avortées avoisine 40%. Le diamètre très inconstant des grains d'apparence normale, compris entre 28 et 50 μ , trahit selon toute probabilité la variabilité de la valence des gamètes.

Dans le matériel de la chaîne cantabrique, les comptages sont plus imprécis. En Sierra de Cabrera, la meilleure métaphase I offrait 8 *I* + 17 *II* + 1 *III* + 1 *IV*. Ce résultat a été vérifié sur une métaphase somatique du connectif de l'étamine, dont les chromosomes étaient spontanément raccourcis, sur laquelle nous avons dénom-

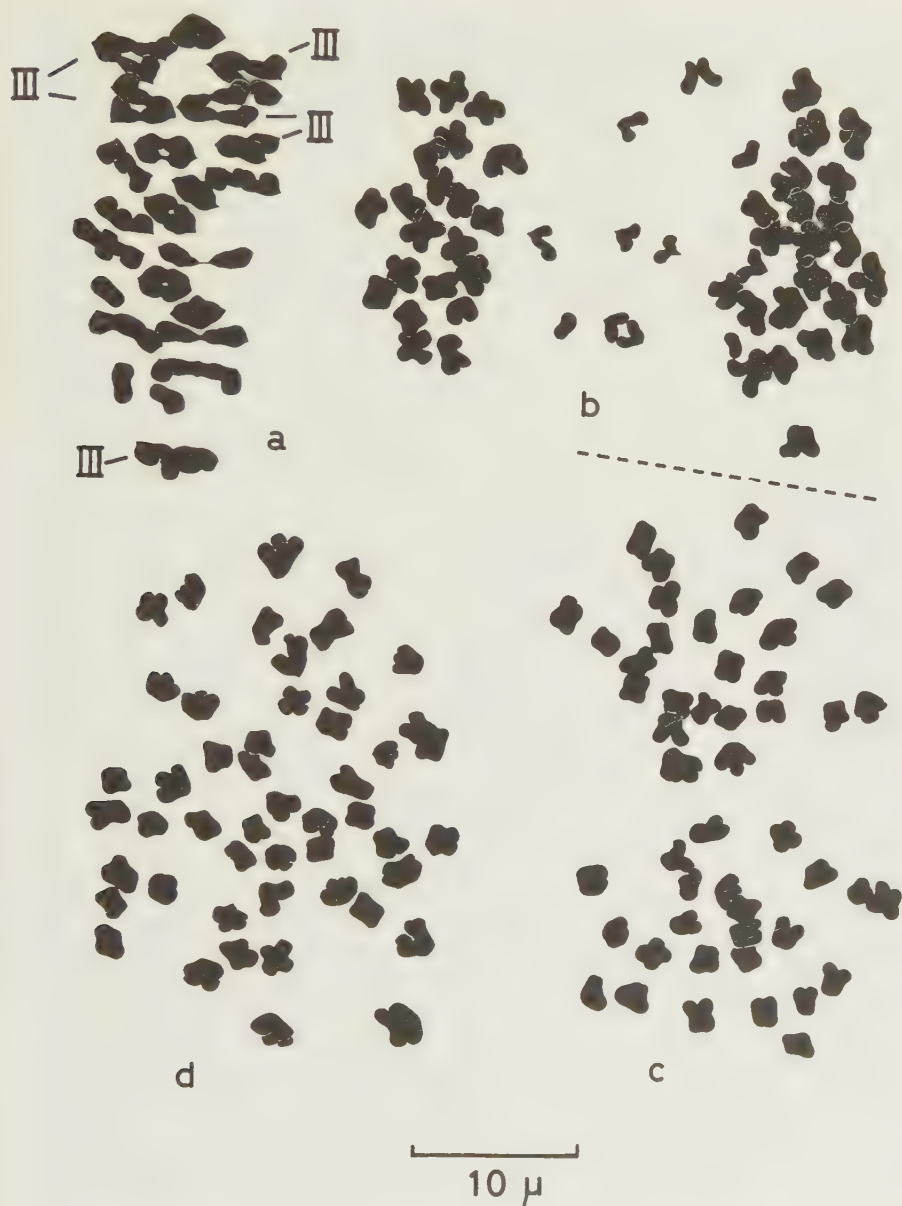


Fig. 9. — *Poa gr. cenisia* All.
a, métaphase I, 3 I + 14 II + 6 III (Puigmal, K01755). b, anaphase I (Cayolle, 68-1371). c, anaphase I (Sierra Negra, K01752). d, anaphase I (Cayolle, 68-1371).

bré $2n = 49$ chromosomes plus un fragment (sans doute un chromosome *B*). En revanche, dans le matériel de la Peña Prieta, il ne nous a pas été possible de compter plus de $2n = 42$ chromosomes. Nous hésitons sur la base de ce comptage approximatif à admettre qu'il existe dans la chaîne cantabrique une valence hexaploïde alors que tous nos résultats précis donnent $2n = 49$. Notons enfin que nous avons décelé la même valence heptaploïde sur le matériel de la Cayolle. Il est vrai que là on pourrait nous objecter que notre résultat n'est pas le reflet d'une population, mais d'un individu isolé issu d'un croisement récent entre des plantes à $2n = 42$ et $2n = 56$, voire entre des plantes à $2n = 28$ et à $2n = 42$ par conjugaison d'un gamète non réduit de la première ($n = 28$) avec un gamète normal de la seconde ($n = 21$). Comme la race heptaploïde résulte sans doute d'un tel processus, nous inclinons à penser qu'il existe dans les Alpes occidentales de véritables populations dont la valence (et l'origine?) est identique à celle du matériel pyrénéen.¹ A l'appui de notre hypothèse et en plus de la numération rapportée par Bajon & Greber (l.c.), mentionnée ci-dessus, nous disposons encore d'un autre comptage réalisé sur des échantillons prélevés sur silice dans le Haut-Boréon (F., A.-M., Cayre de l'Agnel, 2700 m, NEU K01751). Malheureusement notre résultat est imprécis, mais les nombres approchés paraissaient plus voisins de $2n = 49$ que de $2n = 56$.

En définitive, nos résultats cytologiques relèvent la valence chromosomique élevée des populations pyrénéennes et cantabriques du *P. grex cenisia*. En outre, aucun indice ne permet d'espérer la découverte dans cette chaîne d'un nombre inférieur à $2n = 42$. Cela renforce encore l'intérêt de la découverte par Favarger (1959 et résultats non publiés) d'une sippe inféodée aux Préalpes calcaires suisses et françaises (Ventoux) dont la valence tétraploïde ($2n = 28$) est la plus basse de toutes celles observées jusqu'ici dans l'espèce collective *P. cenisia*. Cet état de fait laisse penser que les Alpes constituent peut-être le foyer de différenciation du cénospecies *P. cenisia*; les taxons pyrénéen, corse, nordiques et carpathiques en dériveraient par polyploïdie concomitante dans certains cas d'une dégradation de la sexualité. A moins que les témoins du taxon primitif autrefois plus répandu n'aient persisté que dans les Alpes, ce qui semble assez peu probable.

A la lumière de nos résultats, la valeur phytogéographique et taxonomique du *P. fontqueri* nous paraît discutable. Pour Braun-Blanquet (1947) "la présence sur les sommets de la Corse de *Poa fontqueri*, espèce pyrénéenne, est une preuve de plus de l'ancienne connexion tertiaire entre les Pyrénées orientales et les montagnes tyrrhéniennes". Le même argument est développé par Barbero & Bono (1967) pour mettre en lumière les "connexions tertiaires" entre les montagnes cyrno-pyrénéennes et les Alpes maritimes. Or, s'il est probable que les populations pyrénéennes et certaines populations des Alpes occidentales offrent la même valence chromosomique heptaploïde, elles diffèrent par leurs caractères cytologiques des plantes corses (octoploïdes). Ainsi, sur la base des données cytologiques actuelles, il apparaît plus probable d'admettre une colonisation indépendante de la Corse et des Pyrénées par les *Poa* du grex *cenisia* et cela à partir des colonies alpiennes. A moins que la race heptaploïde ne soit découverte à son tour en Corse. Toutefois, dans cette dernière éventualité, la coexistence dans cette île des races

¹ Notre hypothèse a été récemment confirmée par Favarger (communication orale) qui a compté $2n = 48-49$ sur du matériel de l'Alpe d'Isenau (CH., Vaud, éboulis calcaire, 2000 m, 73-1047).

heptaploïde et octoploïde impliquerait que l'immigration alpigène a intéressé les deux races, soit simultanément, soit à des époques différentes. En effet, aucune relation de filiation entre les caryotypes heptaploïde et octoploïde ne peut être imaginée, hormis la perte ou le gain d'un génôme, hypothèse d'ailleurs peu vraisemblable.

A propos de la valeur taxonomique du *P. fontqueri*, Gaussen & Leredde (1966) indiquent "à réunir spécifiquement au *P. cenisia*". Nous serions tenté de suivre l'opinion des auteurs pyrénéens, car force est de reconnaître que les caractères invoqués par Braun-Blanquet (1945a) sont difficiles à appréhender. Les différences consistent essentiellement dans le port plus robuste ainsi que dans l'inflorescence plus fournie et plus contractée, à rameaux inférieurs courts. En revanche, selon notre propre expérience, la scabrité des rameaux et la longueur des épillets ne sauraient être retenues comme caractères distinctifs, car l'amplitude de leur variation est sensiblement la même dans les Alpes et dans les Pyrénées. Braun-Blanquet a sans doute été particulièrement influencé par l'écologie des plantes pyrénéennes. En effet, dans les Alpes orientales et centrales, le *P. cenisia* est lié aux éboulis calcaires, alors que le *P. fontqueri* marque une préférence pour les pierriers siliceux. Toutefois, les deux taxons ne sont pas rigoureusement sténopiques. Dans les Alpes occidentales, le *P. cenisia* s.l. est signalé dans les éboulis granitiques du massif de Belledone (F., Isère, Belledone, 2000 m, 10.8.1896, Faure NEU), au Grand-St-Bernard (I., Aoste, Grand-St-Bernard, 2250 m, 11.7.1962, C. Favarger NEU), sur les gneiss du Grand-Paradis (Gaussen & Leredde, 1966) et dans le massif de l'Argentera-Mercantour (I., province de Cuneo; Barbero & Bono, l.c.). De même, dans les Pyrénées, le *P. fontqueri* s'observe aussi dans des éboulis calcaires, par exemple à la Portaille d'Orlu (F., P.-O.) et sur le versant espagnol du Port de Boucharo (E., Hu.). Indépendamment de toutes considérations d'ordre écologique, les critères morphologiques ne sont pas tranchés. Dans les Alpes, au moins occidentales (Valais, Alpes françaises), toutes les formes de transition entre le *P. cenisia* s.str. et le *P. fontqueri* peuvent être observées. Pour leur part, Bajon & Greber (l.c.) qui publient les résultats d'une analyse statistique appliquée à plusieurs populations alpines du *Poa cenisia*, ne parviennent pas à distinguer morphologiquement les plantes silicicoles des populations calcicoles les plus répandues dans les Alpes.

Dans l'état actuel de nos recherches, le statut spécifique attribué au taxon silicicole pyrénéen, corse et alpin nous paraît trop élevé. Cependant, avant de proposer un nouveau statut taxonomique au *P. fontqueri* (pour autant qu'il le mérite), il conviendra d'étudier la variabilité cytologique, morphologique et écologique du *P. cenisia* dans l'ensemble des Alpes, travail qui est en cours à Neuchâtel.

***Festuca paniculata* (L.) Schinz & Thell., Verz. Sam. Bot. Gart. Zürich 1911: 4. 1911.**

= *Festuca spadicea* L., Syst. Nat., ed., 12, 2: 232. 1767.

subsp. ***paniculata* var. *paniculata***

A., Alpes Carniques, 1600 m (J. bot. Klagenfurt, 72-447), $2n = 14$.

A., Ost-Tirol, Lienzer Dolomiten, 1900 m, (J. bot. Klagenfurt, 72-451), $2n = 14$.

A., Dolomites, 2100 m, (J. bot. Klagenfurt, 66-563), $n = 7$.

- F., H.-A., Col du Galibier, 2200 m (J. bot. Versailles, 69-1169), $2n = 14$.
 F., H.-A., Queyras, Belvédère du Viso, 2100 m (NEU K01557), $n = 7$.
 F., Puy-de-Dôme, Forez, Pierre-sur-Haute, versant ouest, 1600 m (71-1787), $2n = 14$.
 F., Cantal, Le Plomb, 1700 m (NEU K03281), $2n = 14$.
 F., Auvergne, Massif Central (J. bot. Lautaret, NEU K03280), $2n = 14$.
 F., Creuze, Aubusson (J. bot. Liège, 72-559), $2n = 14$.
 F., Gard, Aigoual, versant sud, 1500 m (71-348), $2n = 14$.
 F., Hérault, Espinouze, entre Salvergues et Pratenjaille, 1000 m (NEU K01561), $2n = 14$.
 F., P.-O., Roc d'Aude, 2330 m (NEU K03270), $2n = 14$.
 F., P.-O., Puigmal (J. bot. Liège, 72-558), $2n = 14$.
 F., H.-P., Cirque de Gavarnie, 1580 m (69-1399), $2n = 14$.
 E., Sa., sud du Puerto de San Glorio, 1750 m (69-419), $2n = 14$.
 E., Pa., Peña Redonda, versant nord, 1650 m (NEU K01556), $2n = 14$.

subsp. paniculata var. paniculata → subsp. **durandoi**

- E., León, entre le Puerto de Tuiza et la Peña Ubiña, 2200 m (NEU K01559), $n = 7 + 2 B$.

subsp. paniculata var. fallax

- F., Hérault, Causse du Larzac, Pas de l'Escalette, entre La Pézade et le Caylar, 750 m (J. bot. Versailles, 72-871), $2n = 42$.
 F., Ar., Port de Pailhères, versant ouest, 1800 m (68-430), $2n = 42$.
 F., P.-O., massif du Coronat, est de la Tartère, 1700 m (NEU K01565), $n = 21$.
 E., Ba., NW de Berga, versant sud-est du Peguera, 1800 m (NEU K03272), $2n = 42$.
 E., Tarragona, crête est du Montsant, 850 m (NEU K01560), $2n = 42$.
 E., Le., Val d'Aran, Puerto de la Bonaigua, 1600 m (NEU K01564), $2n = 42$.
 E., Hu., Turbon, versant est, 2000 m (NEU K03264), $n = 21$.
 F., P.-A., Somport, versant nord, 1500 m (NEU K03269), $2n = 42 + 3 B$.
 E., León, Puerto de San Glorio, versant ouest, 1400 m (NEU K01567), $2n = 42$.

subsp. baetica

- E., Gr., Sierra Nevada, Picacho de Veleta, Peñón de San Francisco, 2300 m (68-470), $2n = 28$.
 E., Gr., Sierra Nevada, Trevenque, 1850 m, (NEU K03278), $n = 14$.
 E., Jaén, Cerro Cabañas, versant ouest, 1900 m (NEU K01566), $2n = 28$.
 E., Ov., versant est du Cueto de Arbas, 1850 m (NEU K01558), $n = 14$.

subsp. durandoi

- Portugal, Tras-os-Montes, Bragança, Serra do Nogueira (J. bot. Oeiras, NEU K03262), $2n = 14$.
 Portugal, (J. bot. Coimbra, origine spontanée, NEU K03267), $n = 14$.

subsp. durandoi → subsp. **baetica**

- Portugal, (J. bot. Coimbra, origine spontanée, NEU K03282), $n = 14$.

Le *F. paniculata* occupe une aire disjointe en Afrique du Nord et dans toute l'Europe australe. D'après Saint-Yves (1930) il est aussi "très rare en Asie Mineure et nul dans l'Himalaya". Le même auteur (Saint-Yves, 1928) a démontré en effet que l'indication relative à l'Himalaya, reproduite dans la plupart des flores, reposait selon toute probabilité sur des échantillons de l'ancienne compagnie des Indes, rapportés avec un point d'interrogation au *F. paniculata*, mais qui appartiennent en réalité au *F. subspicata* (Reg.) Lipsky. Le *F. paniculata* est assez répandu dans les Alpes occidentales, de l'Estérel et des Alpes maritimes aux Alpes cottiennes et à la Savoie. Il manque dans les Alpes centrales, est rare au Tessin, mais se retrouve

plus abondant au Tyrol méridional et central et s'avance jusqu'en Styrie et en Carinthie. Sporadique dans la moitié sud de la France et dans la Péninsule ibérique, il est en revanche commun dans toutes les Pyrénées. Son habitus très caractéristique, sa sociabilité et la physionomie particulière des formations qui l'abritent font de ce taxon une des Graminées les plus familières aux botanistes. Il n'est donc pas surprenant qu'elle ait retenu l'attention des taxonomistes et suscité l'intérêt des phytosociologues.

Si plusieurs travaux taxonomiques avaient été publiés sur le *F. paniculata* lorsque Litardière (1949b) lui consacra une étude de caryosystématique, c'est à l'auteur français que revient le mérite d'avoir découvert la variabilité des caractères cytologiques de ce taxon. Il fut aussi le seul à proposer une subdivision de l'espèce collective en tenant compte à la fois des critères cytologique et morphologique. Après avoir établi, sur du matériel alpien (F., H.-A., Lautaret) et pyrénéen (F., H.-G., Port de Vénasque; Pic Sacroux), que le type de l'espèce collective était diploïde, Litardière s'est attaché à l'étude des taxons infraspécifiques. Ainsi il devait démontrer que le var. *fallax* était hexaploïde alors que le subsp. *durandoi* était tétraploïde. A la suite du travail de Litardière, plusieurs auteurs ont publié des données isolées; il s'agit de Litardière (1950, $2n = 14$: Massif Central), de Gervais (1965, $2n = 14$: CH., Tessin, Cima di Cugn), de Malik (1966, $2n = 14$, $2n = 28$: Portugal), de Fernandes & Queiros (1969, $2n = 14$, Portugal), Tombal (1969, $2n = 14$: F., H.-A., Lautaret) et de Loon & al. (1971, $2n = 42$: F., Hérault, Le Caylar). Nos observations permettent de compléter les données cytogéographiques relatives au *F. paniculata* et d'apporter quelques précisions complémentaires aux diagnostics des différents taxons.

Comme l'avait fait remarquer Litardière (1949b), "la polyploïdie chez le *F. paniculata* n'est pas accompagnée d'un accroissement de l'étendue de son domaine géographique". La race diploïde se signale en effet par sa large répartition. L'ensemble des populations alpiennes offre cette valence chromosomique, ainsi que les populations acidophiles de l'Auvergne, des Cévennes méridionales (Aigoual, Espinouze) et de la chaîne principale des Pyrénées. Le diploïde s'observe encore en différentes localités cantabriques. Si l'on en croît Litardière (l.c.), le type du *F. paniculata*, soit le var. *paniculata* [= var. *genuina* (Hackel, p.p.) Litard., incl. subvar. *aurea* (Lam.) Litard.], coïncide avec la race diploïde. Les caractères morphologiques propres à cette sippe sont les feuilles des innovations relativement étroites (2 à 3.5 mm), les gaines lisses, la panicule fauve (ce caractère est plus discret dans les quelques populations des Alpes orientales que nous avons vues), souvent discolore (lemmes maculées de brun violacé à l'extrémité, courte [5 à 12(-16) cm], les épillets petits [7 à 11(-12.5) mm], 3 à 5 (-8)-fiores. Au point de vue écologique, l'optimum du var. *paniculata* se situe à l'étage subalpin dans des pelouses acidophiles, voire dans des rocaillies siliceuses. C'est sans aucun doute au var. *paniculata* qu'appartiennent les populations des Alpes occidentales qui participent d'après Lacoste (1971) à deux groupements principaux. Le premier, mésothermophile (association à *F. paniculata* et *Centaurea uniflora*; Guinochet, 1938), se développe à l'étage subalpin inférieur sur des sols profonds, formés aux dépens d'une roche-mère calcaire, mais dont les horizons supérieurs sont décarbonatés et à réaction acide. Le deuxième groupement, xérothermophile (association à *F. paniculata* et *Helictotrichon parlatorei*; Lacoste, l.c.), s'individualise à l'étage subalpin supérieur sur des sols squelettiques, peu évolués, issus d'un substrat siliceux. Des formations affines par leur physionomie et leur composition floristique s'observent sur les

sommets du Cantal (association à *F. paniculata* et *Chrysanthemum leucanthemum* subsp. *delarbrei*; Braun-Blanquet, 1926a) et dans les Pyrénées orientales où le *F. paniculata* est associé à divers *Hieracium* (*H. hoppeanum*, *H. peleiterianum*, etc.) [Braun-Blanquet, 1948]. Enfin, dans un des groupements les plus représentatifs des Pyrénées centrales, le *F. paniculata* côtoie l'*Iris xiphioides* (Nègre, 1969). Nos vérifications cytologiques sur du matériel du Plomb du Cantal, des Pyrénées orientales et des Pyrénées centrales laissent penser que toutes ces formations hébergent bien le var. *paniculata*, diploïde. Il conviendra cependant de vérifier cette hypothèse par une prospection cytologique encore plus détaillée que la nôtre.

Dans l'état actuel des recherches, la sippe diploïde ne semble pas avoir à souffrir dans les Alpes de la concurrence d'une autre race chromosomique. En revanche, il en est autrement dans la chaîne pyrénéo-cantabrique et dans les Cévennes où la valence hexaploïde a été décelée en plusieurs localités. Le partage des deux races est flou dans les Cévennes et la figure 10 n'apporte aucune aide à la compréhension de leurs distributions respectives. La situation est différente dans les Pyrénées où la race hexaploïde paraît cantonnée aux massifs périphériques et donne l'impression de cerner la race diploïde limitée à la chaîne frontière. Dans les Pyrénées occidentales, il n'est pas exclu que la sippe hexaploïde, qui se trouve sur la chaîne frontière, soit la plus répandue voire la seule représentée. Enfin, dans les montagnes du nord-ouest de l'Espagne, notre échantillonnage est restreint, mais il apparaît déjà que la race hexaploïde est plus rare que la race diploïde. De nos résultats, trop erratiques, on ne peut pas déduire qu'il existe une véritable compétition entre les deux sippes, sauf peut-être au Puerto de San Glorio où le diploïde s'observe peu au-dessus du col, aux environs de 1750 m, alors que la sippe hexaploïde a été trouvée à 1400 m sur le versant occidental. A l'avenir, il sera des plus intéressant de chercher à circonscrire au plus près la distribution des deux races, car il y a tout lieu de penser que leurs aires doivent être contiguës ailleurs qu'au Puerto de San Glorio. La présence du diploïde au Roc d'Aude et de l'hexaploïde au Port de Pailhères à moins de 20 km de distance l'un de l'autre alors que la chaîne est ininterrompue entre les deux localités, en fait foi. L'étude de ces zones d'affrontement des deux races sera très instructive pour préciser leurs exigences écologiques respectives (édaphiques, thermiques).

Grâce aux indications de Litardière (1949b), il ne fait aucun doute que la sippe hexaploïde correspond au var. *fallax* (Loret & Barr.) Litard. [incl. subvar. *consobrina* (Timb.-Lagr.) Litard.]. En effet, l'auteur français a étudié du matériel provenant des deux stations classiques, soit le bois de Fontfroide (F., Hérault) au nord de Montpellier pour le var. *fallax* ($\equiv$ *F. spadicea* L. var. *fallax* Loret & Barr., Fl. Montpellier: 77. 1876) et la forêt de Bouconne (F., Haute-Garonne) pour le subvar. *consobrina* ($\equiv$ *F. consobrina* Timb.-Lagr., Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse 3: 130. 1869). Si l'identité de la race hexaploïde avec le taxon décrit par Timbal-Lagrave ou par Loret & Barrandon est bien établie, sa définition reste plus floue. Les auteurs qui se sont intéressés au var. *fallax* lui donnent un sens différent et cela dès les descriptions originales. Ce désaccord a été la source de bien des confusions. Ainsi Loret & Barrandon (1876) signalent que leur var. *fallax* diffère du type par ses épillets plus petits, par les rameaux de la panicule plus fins et moins longs, par les feuilles plus longues et plus étroites, par la tige plus grêle, etc. Timbal-Lagrave (1869) distingue son *F. consobrina* du *F. spadicea* par ses épillets plus grands, par sa panicule courte, mais large, par ses pédicelles grêles, par ses feuilles glauques en-dessous, vertes en-dessus, plus larges, ainsi que par ses chaumes moins robustes. Plusieurs contradictions apparaissent déjà

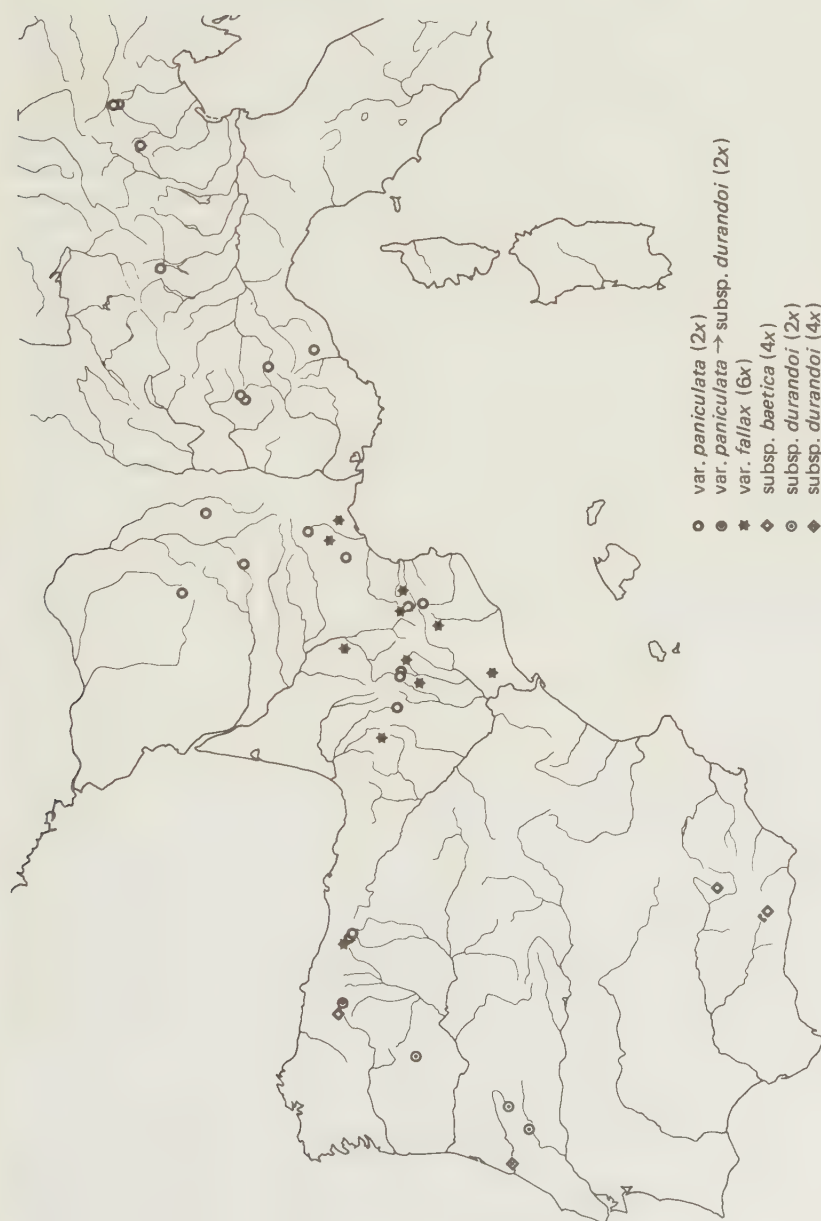


Fig. 10. — Carte de distribution de l'espèce collective *Festuca paniculata* (L.) Schinz & Thell.

au sujet de la dimension des épillets et de la largeur des feuilles. En 1882, Hackel mentionne pour le subvar. *consobrina* des feuilles relativement larges (3 mm au lieu de 1.5 à 3 mm chez la variété typique) et de grandes inflorescences (15 cm de longueur). Ascherson & Graebner (1900) qui suivent la description de Hackel signalent aussi la robustesse plus grande du var. *consobrina*. En revanche, une dizaine d'années plus tard, Rouy (1913) reprend l'indication "épillets plus petits" de Loret & Barrandon et ajoute "plante plus grêle". Enfin, Litardière (1945), comparant le subvar. *consobrina* (= subvar. *fallax*) avec le subvar. *longiglumis* Litard. inclus tous deux dans le var. *fallax*, indique des épillets longs de 11 à 12 mm pour le premier et de 15 à 17 mm chez le deuxième. Comparativement aux dimensions que nous avons mesurées chez le var. *paniculata* [7 à 11(-12.5 mm)] les deux sous-variétés appartiennent à une variété qui offre des épillets assez grands. Nos propres observations donneraient plutôt raison aux auteurs qui considèrent le var. *fallax* comme plus robuste que le var. *paniculata*. En effet, dans nos échantillons de la race hexaploïde, nous avons mesuré les dimensions suivantes: feuilles des innovations larges de 2.8 à 3.8 mm (au lieu de 2 à 2.8 mm chez le var. *paniculata*), feuilles culmaires larges de 3 à 5(-7.5) mm (contre 2 à 3.2 mm), inflorescence longue de 10 à 16 cm [contre 5 à 12 cm, exceptionnellement plus grandes (16 cm)], épillets longs de 12 à 16 cm [contre 7 à 11(-12.5) mm], 5 à 9-flores. Notons encore que les épillets du var. *fallax* sont fauve clair, à lemme souvent brune ou violacé-ferrugineux à l'extrémité; la panicule est relativement lâche et offre des rameaux inférieurs en général assez longs. Si de telles différences étaient confirmées sur d'autres populations, le var. *fallax* mériterait le statut de sous-espèce pour laquelle nous préconiserions de reprendre l'épithète de Timbal-Lagrange (*consobrina*), mieux définie et antérieure à celle proposée par Loret & Barrandon (*fallax*). Nous attendrons pour ce faire d'avoir vu le matériel original et visité les stations classiques.

Au point de vue écologique, le var. *fallax* se signale par son caractère eurhypse et sa faculté de croître sur des sols carbonatés. En effet, hormis la population du Somport qui végétait sur des argilites rouges dépourvues de carbonates, toutes les autres populations pyrénéennes, cévenoles et catalanes croissaient sur des sols bruts calcimorphes. Ainsi au Montsant (province de Tarragona) le var. *fallax* participait à un maquis de chênes pubescents. De même au Peguera, il colonisait un éboulis calcaire. Enfin, au Turbon (province de Huesca), il était localisé dans des fentes de rochers où il côtoyait les *Helictotrichon montanum*, *Potentilla nivalis* et *Globularia cordifolia*, etc., alors qu'au Coronat (F., P.-O.) il s'intégrait à des pelouses à *Festuca scoparia* et *Senecio gerardii*. Les mêmes remarques sont valables dans les Cévennes et l'Auvergne où les populations silicicoles de l'Espinouze, de l'Aigoual, du Plomb et du Forez sont toutes diploïdes alors que les plantes calcicoles du Larzac et de Fontfroide sont hexaploïdes. Dans la chaîne cantabrique, la situation est plus confuse. En effet, le var. *fallax* du Puerto de San Glorio croissait dans une lande acidophile alors que le diploïde de la Peña Redonda et de la Peña Ubiña colonisait des rocaïles calcaires. En conclusion, nous croyons pouvoir admettre que le var. *fallax* est un taxon calcicole préférent, au moins dans la partie orientale de son aire, et qui offre en général un port plus robuste que le var. *paniculata*.

Litardière (1945) a brossé les grands traits de la répartition du subsp. *baetica*, mais sans pouvoir étayer ses vues par une démonstration cytologique. Ainsi, il a reconnu ce taxon non seulement dans les chaînes bétiques, mais aussi dans le centre et l'ouest de l'Espagne (province de Tolède et de Salamanque) ainsi que dans

les Asturies (Cueto de Arbas). On ne peut qu'admirer sa perspicacité puisque nos recherches établissent que les populations sud-est ibériques et celles du Cueto de Arbas possèdent bien la même valence chromosomique tétraploïde ($2n = 28$). Sur le matériel du Trevenque et du Cueto de Arbas, nous avons observé dans plusieurs anthères de belles images méiotiques. Si la cinèse est régulière, la fréquence de multivalents est très élevée. A une exception près, toutes les cellules-mères offrent à la diacinèse un à six tétravalents, sur un maximum possible de sept, qui persistent jusqu'à la métaphase I (cf. tableau 6 et fig. 4g). Toutefois le nombre de multivalents est en général un peu plus faible sur les métaphases qu'au cours de la prophase. En dépit des appariements multiples, la méiose n'est pas perturbée et le pollen est régulier. Le pourcentage élevé de multivalents implique une étroite homologie des quatre génômes en présence. En conséquence, l'origine par autopolyploidie du subsp. *baetica* est très vraisemblable.

	<i>F. paniculata</i> subsp. <i>baetica</i>		<i>F. paniculata</i> subsp. <i>durandoi</i>	
Provenances	Gr., Trevenque	Ov., Arbas	J. bot. Coimbra origine spontanée	J. bot. Coimbra origine spontanée
N ^o des populations	K03278	K01558	K03282	K03267
Configurations	Fréquences en %		Fréquences en %	
14 //		1		
12 // + 1 IV	26	7	6	4.5
10 // + 2 IV	30.5	36	22.5	11
8 // + 3 IV	26	34.5	37	36
6 // + 4 IV	17.5	14.5	30.5	30
4 // + 5 IV		7	4	12.5
2 // + 6 IV				6
Nombre de cellules- mères étudiées	23	83	49	64

Tableau 6. — Configurations méiotiques à la diacinèse chez le *Festuca paniculata* s.l. tétraploïde.

Litardière (1949b) plaçait la sippe bétique au rang de variété. Cependant, sa localisation géographique propre, alliée à ses caractères morphologiques, nous incline à préférer le statut de sous-espèce proposé par Emberger & Maire (1941). Le subsp. *baetica* se distingue des deux variétés précédentes par son inflorescence allongée (8 à 18 cm), contractée à l'anthèse, à rameaux inférieurs courts, par ses

épillets vert pâle, parfois teintés de violacé à l'extrémité des lemmes, et par ses gaines souvent scabrieuses (et non pas lisses). En revanche, la dimension des épillets (8 à 11 mm de longueur) et celle des feuilles des innovations (2.4 à 3.4 mm de largeur) n'apportent aucune aide à son identification. L'amplitude écologique du subsp. *baetica* est assez large. Nous l'avons récolté au Cueto de Arbas dans une pelouse acidophile et mésophile à *Luzula caespitosa*, *Fritillaria pyrenaica*, *Vaccinium myrtillus* et *Phalacrocarpum oppositifolium*. Au Trevenque, il participait, au contraire, à un groupement très ouvert sur rocaïles calcaires, en compagnie des *Koeleria vallesiana* var. *abbreviata*, *Helictotrichon sarracenorum*, *Silene boryi*, *Scabiosa pulsatilloides*, etc.

Le taxon infraspécifique dont les caractères morphologiques sont le plus tranchés est le subsp. *durandoi* (Clauson) Emberger & Maire (= *F. spadicea* var. *livida* Hackel), essentiellement portugais et nord-africain, qui se distingue avant tout par l'aspect sétacé-condupliqué des limbes des innovations. Son inflorescence allongée, étroite, paraît un peu plus lâche que chez le subsp. *baetica*. La couleur des épillets est variable: fauve chez certains individus, vert pâle (comme chez le subsp. *baetica*) chez les autres. Taxon des stations très xériques et de basses altitudes (50 m dans la province de Beira Litoral), il supporte néanmoins des conditions plus fraîches, en particulier sur des schistes humides à quelque 1000 m d'altitude dans la province de Tras-os-Montes (Litardière, 1949b). Litardière (l.c.) a compté $2n = 28$ chromosomes ($4x$) sur des échantillons de Mata de Foja (Portugal, Beira Litoral). Pour le même taxon Fernandes & Queiros (1969) publient aussi $2n = 14$ sur des plantes du centre du Portugal (Beira Litoral et Serra da Estrêla). A l'instar du travail de Malik (1966), notre étude confirme qu'il existe deux races chromosomiques dans les populations portugaises du subsp. *durandoi*. Le déroulement de la méiose du tétraploïde est très semblable à celui du subsp. *baetica*, mais avec un taux encore plus élevé de tétravalents (cf. tableau 6). Malik (l.c.) qui n'a pas décelé de différences morphologiques entre les deux cytotypes et qui a observé comme nous les appariements multiples, conclut à une origine par auto-polyploïdie de la sippe tétraploïde.

Plusieurs auteurs ont tenté de se référer à l'anatomie foliaire, si importante chez les graminées, pour distinguer les différents taxons. Ainsi, Hackel (1882) et Litardière (l.c.) appuyaient leurs déterminations sur des critères histotaxiques. De leurs observations, corroborées par notre étude, il ressort que la topographie foliaire des var. *paniculata* et var. *fallax*, ainsi que du subsp. *baetica* sont identiques. Ces trois taxons offrent habituellement des feuilles canaliculées, à 5 à 7 côtes internes bien saillantes, renforcées par un massif de sclérenchyme et séparées par des sinus profonds à cellules bulliformes bien développées. Les nervures primaires portent des piliers complets de sclérenchyme. Les faisceaux de sclérenchyme externe sont le plus souvent confluent avec les nervures secondaires alors qu'ils soulignent seulement l'emplacement des nervures tertiaires situées à l'aplomb des sinus (fig. 11a). Le subsp. *durandoi* diffère en général profondément: 3 à 5 côtes internes peu ou pas saillantes, sillons dépourvus de cellules bulliformes, face interne dépourvue de renforcement ligneux, sclérenchyme externe en massifs isolés, non confluent avec les nervures. Ces caractères ne sont pourtant bien tranchés que chez les types extrêmes. Litardière (1936) signale des structures intermédiaires dans des échantillons de Galice et des Asturies, en particulier de la Peña Ubiña. D'après nos observations, cette plante diploïde est plus proche par son habitus du var. *paniculata* que du subsp. *durandoi*, mais la structure des feuilles est ambiguë (fig. 11c).



Fig. 11. — Anatomie foliaire du *Festuca paniculata* s.l.
a, subsp. *paniculata* var. *paniculata* (Puigmal, 72-558); b, subsp. *paniculata* var. *fallax* (Mont-sant, K01560); c, subsp. *paniculata* → subsp. *durandoi* (Peña Ubiña, K01559); d, subsp. *durandoi* → subsp. *baetica* (J. bot. Coimbra, K03282); e, subsp. *durandoi* (Tras-os-Montes, K03262).

De même dans le matériel portugais du subsp. *durandoi*, si la topographie foliaire est bien typique dans le matériel diploïde (fig. 11e), elle tend vers celle des deux autres sous-espèces dans le matériel tétraploïde de Coimbra (NEU K03282) [fig. 11d]. Ces plantes pourraient représenter l'une de ces formes de transition entre les subsp. *baetica* et subsp. *durandoi* que Litardière (1945) mentionne dans la Serra da Estrêla (Portugal) et dans la Sierra de Francia (Espagne). En revanche, nous n'avons pas rencontré de formes intermédiaires entre le var. *fallax* et le subsp. *durandoi*. La seule plante hexaploïde à feuilles convolutées provenait du Montsant, mais dans ce matériel les côtes étaient très saillantes et le sclérenchyme très développé sur les deux faces (fig. 11b).

Bien qu'il faille utiliser avec circonspection les données relatives à la distribution des divers taxons infraspécifiques du *F. paniculata*, basées sur la seule morphologie, nous croyons utile de donner l'opinion des agrostologues les plus avisés. Au sujet du var. *paniculata*, relevons le point de vue de Saint-Yves (1913) qui dans son étude des Fétuques des Alpes maritimes ne mentionne que le var. *paniculata* et cela à des altitudes comprises entre 350 m dans l'Estérel et 2400 m au Pizzo de Ormea. Pour Hackel (1882), toutes les populations alpiennes appartiennent à la variété typique qui est également signalée par Saint-Yves (1922) comme très rare en Tunisie, indication reproduite par Maire (1955). Quant au var. *fallax*, il est mentionné par Hackel en France, dans les régions basses de l'Auvergne (Riom, Tarn, Castres) et en Espagne (Sierra de Guadarrama, La Granja, Montserrat). Pour Litardière (1949b), le var. *fallax* croît dans le Tyrol méridional, dans le Languedoc, au Pico de Arvas, et sous le subvar. *longiglumis* Litard., dans les Pyrénées-Atlantiques, le Guipuzcoa et la province de San Sebastian (Litardière, 1945). L'indication relative au Tyrol nous paraît fort douteuse ou pour le moins à confirmer. Il en est de même de la plupart des localités mentionnées par Gautier (1897-1898) qui par ailleurs a mal compris le groupe et met à tort en synonymie les var. *livida* et *consobrina*. Le var. *fallax* est encore cité par Chassagne (1956) dans le Forez (Pierre-sur-Haute), mais nos échantillons (2x) qui proviennent de cette localité correspondent parfaitement au var. *paniculata*. En ce qui concerne l'aire du subsp. *baetica*, elle comprendrait outre les chaînes bétiques, le centre ouest de la Péninsule ibérique, la Galice et l'Afrique du Nord (Maire, l.c.). Enfin, le subsp. *durandoi* a été reconnu principalement au Portugal et en Afrique du Nord où il serait très fréquent d'après Maire (l.c.) [Maroc, Algérie, Tunisie]. Quant au bien-fondé des indications rapportant certaines populations françaises au subsp. *durandoi*, il est contesté par Litardière (1945).

En conclusion, il est intéressant de rappeler que Hackel (l.c.) et Saint-Yves (1930) admettent que le centre de développement de la section *Subbulbosae* est africain. Ils appuient leur hypothèse sur le fait que la section est représentée en Afrique du Nord par ses trois composantes, les *F. paniculata*, *F. triflora* Desf. et *F. coerulescens* Desf., la première s'y trouvant même sous ses trois sous-espèces. Or, les données cytologiques montrent que les formes primitives diploïdes du subsp. *paniculata* (var. *paniculata*) aussi bien que du subsp. *durandoi* se trouvent dans la Péninsule ibérique. Le var. *paniculata* est même largement répandu en Europe australe. De plus, les *F. triflora* et *F. coerulescens* s'observent aussi en Espagne; le deuxième croît même en Sicile. En revanche le var. *paniculata* semble très rare en Afrique du Nord. En conséquence, contrairement à l'opinion des auteurs précités, tout porte à croire que la différenciation du grex *Subbulbosae*, évidemment très ancienne et antérieure à la polyploïdie, n'a pas été l'apanage du

Maghreb, mais a dû s'effectuer dans un territoire plus large qui embrassait tout le domaine méditerranéen-occidental. Quant à la filiation des différentes races chromosomiques, elle est encore difficile à établir. Cependant on peut affirmer déjà qu'il existe un lien de parenté étroit entre les var. *paniculata* et var. *fallax*, ainsi qu'entre les subsp. *durandoi* (2x et 4x) et subsp. *baetica* (4x). Dans ce dernier couple de taxons, l'origine par autopolyploidie des sippes tétraploïdes est des plus probable.

A la lumière des données morphologiques, cytologiques et chorologiques, l'espèce collective *F. paniculata* devrait comprendre les taxons infraspécifiques suivants:

Festuca paniculata (L.) Schinz & Thell.

subsp. *paniculata* var. *paniculata*

var. *fallax* (Loret & Barr.) Litard. [incl. subvar. *longiglumis* (Litard.) Litard., Portugaliae Acta Biol., Sér. B, vol. J. Henriques: 115. 1949] = *F. conso-brina* Timb.-Lagr., Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse 3: 130. 1869

subsp. *baetica* (Hackel) Emberger & Maire in Jahandiez & Maire, Cat. Pl. Maroc 4: 940. 1941.

subsp. *durandoi* (Clauson) Emberger & Maire in Jahandiez & Maire, l.c. = *F. spadicea* L. var. *livida* Hackel, Cat. Gram. Port.: 27. 1880.

Rappelons que le statut du var. *fallax* est provisoire; nos études ultérieures démontreront s'il convient d'élever ce taxon au rang de sous-espèce.

Festuca varia Haenke subsp. ***scoparia*** A. Kerner & Hackel, Bot. Centralbl. 8: 408. 1881 ≡ *Festuca scoparia* (A. Kerner & Hackel) Nyman, Consp.: 826. 1882, nom. illeg. (non *F. scoparia* Hooker fil., Fl. Antart.: 98. 1845) ≡ *Festuca pumila* Chaix subsp. *scoparia* (A. Kerner & Hackel) Litard., Candollea 9: 479. 1943.

- E., Jaén, Sierra del Pozo, Cerro Cabañas, 1950 m (NEU K01573), $n = 7$.
 E., Gr., Sierra de la Sagra, versant nord, 2250 m (NEU K01586), $n = 7$.
 E., Te., Sierra de Javalambre, versant ouest, 1900 m (NEU K01578), $2n = 14$.
 E., Te., Sierra de Gudar, Peñarroya, 2000 m (NEU K01576), $n = 7$.
 E., Na., Pic d'Orhy, crête sud-ouest, 1900 m (NEU K01575), $n = 7$.
 E., Hu., Soum Blanc des Espécières, versant sud-est, 2300 m (NEU K01512), $n = 7$.
 F., H.-P., Cirque de Gavarnie, 1580 m (NEU K01581), $2n = 14$.
 E., Hu., Val d'Araguès del Puerto (leg. C. Favarger, NEU K01579), $2n = 14$.
 E., Hu., Torla, versant est du Litro, 1700 m (NEU K01583), $2n = 14$.
 E., Hu., Tozal de Guara, 1900 m (NEU K01582), $2n = 14$.
 F., Ar., Port de Pailhères, 1970 m (J. bot. Liège, NEU K01585), $2n = 14$.
 F., P.-., Massif du Coronat, est de la Tartère, 1730 m (72-1428), $2n = 14$.
 F., P.-O., Osséja, piste forestière du Puigmal, 2050 m (J. bot. Versailles, NEU K01584), $2n = 28$.
 E., Ge., Nuria, sud du Pico de Segre, 2450 m, $2n = 28$.

Avec le *Festuca eskia*, le *F. varia* subsp. *scoparia* est une des graminées pyrénéennes les plus caractéristiques et les mieux circonscrites. Son aire principale, pyrénéenne, déborde largement sur tous les grands massifs calcaires de la Péninsule ibérique (Sierras de Gudar, de Javalambre, de la Sagra, Nevada, etc.) et en Afrique du Nord. Une variété endémique des Alpes de Transylvanie, le var. *lutea*, lui est rapportée par Hackel (1882). L'aire totale du subsp. *scoparia* est donc très disjointe et le hiatus pyrénéo-carpathique particulièrement large puisque cette Fétuque n'est pas représentée dans les Alpes. La figure 12 qui rend compte de la distribution du subsp. *scoparia* pêche sans doute par défaut, car nous n'avons pas épuisé la bibliographie consacrée à ce taxon. En particulier, l'absence de stations dans la chaîne cantabrique nous paraît surprenante et il est possible que des indications le citant dans cette chaîne nous aient échappé.

Par ses caractères morphologiques et chorologiques, le subsp. *scoparia* mérite largement un statut spécifique. Malheureusement, le binôme *F. scoparia* attaché à la plante pyrénéenne est illégitime puisqu'il existe un homonyme antérieur (*F. scoparia* Hooker fil.). Plutôt que de proposer une nouvelle épithète nous préférons utiliser une combinaison connue. De cette façon, nous laissons à d'autres auteurs le plaisir... de se couvrir d'opprobres en modifiant un binôme très usité!

Outre le taxon oriental, Hackel (l.c.) distingue deux variétés au sein des populations pyrénéennes et cela essentiellement sur des caractères histotaxiques. Dans le type (var. *scoparia*) et le var. *lutea*, la face adlibérienne des feuilles des innovations est cannelée et les cinq angles sont renforcés par un îlot de sclérenchyme. Dans le var. *gautieri* en revanche, le sclérenchyme forme un cordon continu sur la face externe qui est subcylindrique. Cependant, Claustres (1966) a démontré que les structures intermédiaires sont aussi nombreuses que les types extrêmes et que dans des innovations provenant d'un même individu, les deux dispositions du sclérenchyme pouvaient s'observer. En réalité, l'habitus du subsp. *scoparia* varie suivant que la touffe végète dans une station ombragée (sous-bois) ou sur une pente ensoleillée. Dans le premier cas, les feuilles sont souvent assez longues, sétacées, souples; le sclérenchyme est peu développé, souvent en massifs séparés. Dans les stations les plus xériques, le port du subsp. *scoparia* est plus ramassé; les feuilles sont courtes, falciformes, rigides, piquantes et à manteau continu de sclérenchyme sur la face adlibérienne.

Pour Braun-Blanquet (1948) "le *F. scoparia* est calcicole préférent, mais non exclusif". Cette affirmation est mise en doute par Claustres (1966) qui précise que ce taxon se comporte en calcicole strict dans sa dition (Ariège). Nos propres observations donnent raison à Braun-Blanquet, car nous avons vu à plusieurs reprises le subsp. *scoparia* dans des groupements acidophiles où il figure cependant comme espèce transgressive et avec une vitalité en général assez réduite. Ainsi, dans le vallon situé au sud du Pico de Segre près de Nuria (E., Ge.), le subsp. *scoparia* côtoyait plusieurs espèces acidophiles, telles les *Festuca eskia*, *Veronica fruticans*, *Veronica bellidioides*, *Anthemis saxatilis*, etc., sur une roche-mère constituée de schistes métamorphiques. D'autre part, le matériel que nous avons reçu du jardin botanique de Versailles portait la mention "piste forestière du Puigmal, sur granit".

Au point de vue cytologique, le subsp. *scoparia* est diploïde dans toutes ses stations, hormis les deux populations silicicoles voisines du Puigmal qui se sont révélées tétraploïdes. Il n'est donc pas exclu qu'il existe sur la chaîne frontière un taxon polyploïde inféodé aux roches siliceuses ou à exigences édaphiques moins strictes que le diploïde qui de son côté serait seul représenté en Ariège. D'où une

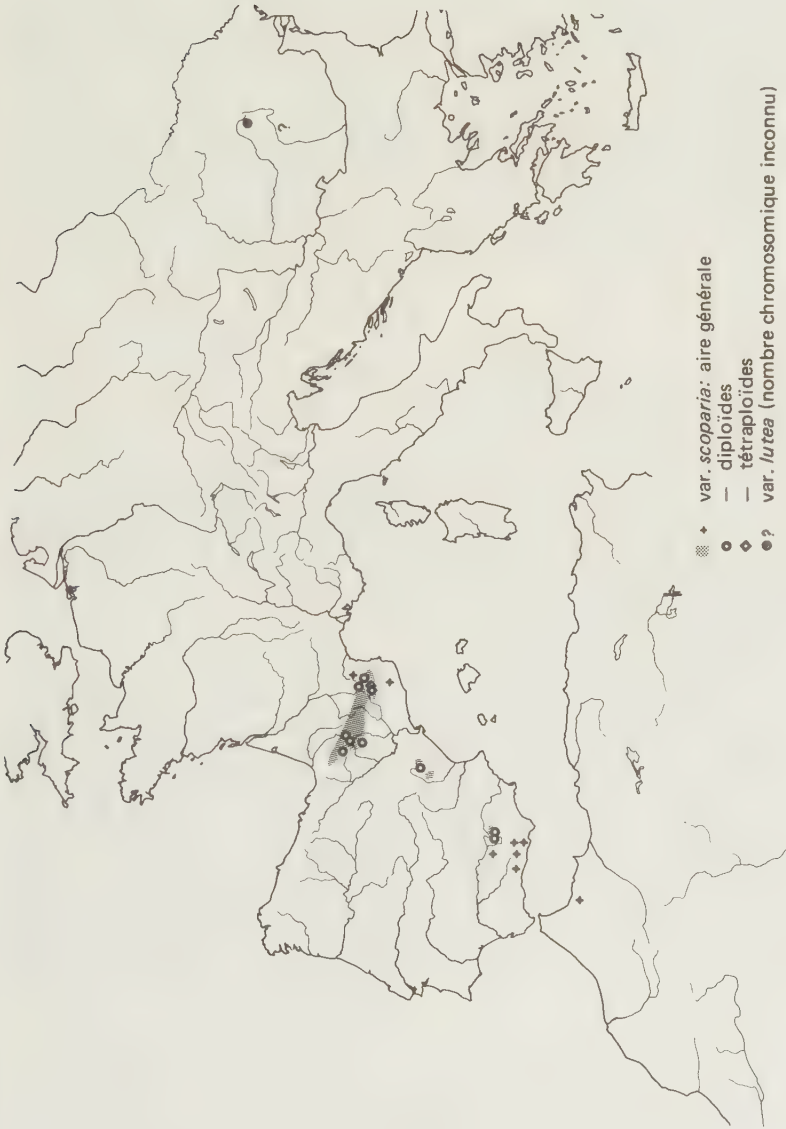


Fig. 12. — Carte de distribution du *Festuca varia* Haenke subsp. *scoparia* A. Kerner & Hackel.

explication possible de la divergence des points de vue de Claustres et de Braun-Blanquet. Les deux cytotypes s'excluent-ils de leurs domaines géographiques respectifs ou au contraire présentent-ils, dans la même région (Massif du Puigmal), une spécialisation écologique différente, le diploïde étant lié au substrat calcaire et le tétraploïde aux terrains siliceux? A l'heure actuelle, nous ne sommes pas à même de répondre à cette question, mais une étude cytologique et écologique du subsp. *scoparia* dans les Pyrénées orientales sera sans doute très instructive. Remarquons encore que les populations voisines de la rive gauche de la Têt (Coronat) et de l'Aude (Port de Pailhères) sont diploïdes, comme d'ailleurs toutes les autres populations calcicoles des Pyrénées centrales et occidentales ainsi que du sud-est de l'Espagne (fig. 12). Enfin, au point de vue taxonomique, il ne semble pas exister de relation entre la polyploidie et l'une ou l'autre des variétés (var. *gautieri* ou var. *scoparia*) du subsp. *scoparia*, car le tétraploïde présente soit la structure foliaire du var. *gautieri*, à l'instar de plusieurs diploïdes, soit une structure ambiguë.

***Festuca eskia* Ramond ex Lam. & DC., Fl. Fr. 3, ed. 3: 52. 1805.**

E., Ov., Cueto de Arbas, versant est, 1900 m (NEU K01524), $n = 7$.

F., H.-P., Col des Espécières, 2330 m (NEU K01522), $2n = 14$.

AND., sud du Pas de la Case, 2400 m (NEU K01523), $n = 7$.

E., Ge., versant sud du Pico de Segre, 2300 m (NEU K01525), $2n = 14$.

Longtemps considéré comme un endémique pyrénéo-cantabrique, le *F. eskia* a été retrouvé en Transylvanie (Carpathes orientales) par Krajina (1933) qui a identifié comme tel un exsiccatum de Klásterský. D'après l'auteur tchèque, les échantillons récoltés aux Mtii Retezatului sont identiques aux plantes pyrénéennes tant par leurs caractères morphologiques qu'anatomiques. En revanche, le *F. eskia* n'a jamais été indiqué d'une manière sûre dans les Alpes.

Le *F. eskia* est sans conteste la graminée la plus représentative de la flore pyrénéenne, tant par son habitus que par son abondance et sa sociabilité. Les conditions optimales à son développement sont réalisées aux étages subalpin et alpin, sur les pentes fortement déclives, orientées au midi et de préférence sur substrat siliceux. Cependant, doué d'un fort pouvoir d'expansion et d'une relative souplesse écologique, le *F. eskia* s'observe déjà à l'étage montagnard et monte à quelque 2900 m.

Hormis le résultat ($2n = 42$) publié par Stählin (1929) établi sur du matériel de jardin botanique et dont l'exactitude est mise en doute par Litardière (1950), les caractères cytologiques du *F. eskia* paraissent constants, tout au moins dans la partie occidentale de son aire. En effet, l'espèce est diploïde en Ariège (Litardière, l.c.), dans les Pyrénées orientales et centrales ainsi que dans la chaîne cantabrique. Il reste à établir le nombre chromosomique des populations carpathiques.

***Anthericum liliago* L., Sp. Pl., 310. 1753.**

Dans la liste suivante nous avons reporté l'ensemble des données publiées à ce jour et nos résultats inédits concernant les trois espèces: *A. liliago*, *A. baeticum* et *A. ramosum*.

<i>Origines</i>	<i>n</i>	<i>2n</i>	<i>Auteurs</i>
<i>A. liliago</i> var. <i>liliago</i>			
Suède, cultivé au Hortus Bergianus (Stockholm) à partir de plantes récoltées en Scanie	32		Elvers (1932)
Matériel de jardin botanique		30	Bowden (1945)
Suède, från Degeberga och Vä		60	Strandhede (1963)
F., Haut-Rhin, Rotlaüble, chénaie de plaine	16		Zickler & Lambert (1967)
E., Pa., Peña Redonda, 1750 m (NEU K02269)	30	60	Küpfer
E., Te., entre Linares de Mora et Noguerauelas (NEU K02284)		60	Küpfer
E., Te., Peñarroya, 1900 m (72-1410)		60	Küpfer
F., H.-P., Gèdre, 1030 m (70-29)		60	Küpfer
E., Hu., Guara, E. du Santuario de San Cosme, 1100 m (NEU K02290)		60	Küpfer
E., Hu., Turbon, versant est, 1800 m (70-1851)		60	Küpfer
F., P.-O., Vallée de Carol, entre Porta et Porté, 1680 m (NEU K02276)	30		Küpfer
F., P.-O., Vallée de Llo, 1680 m (NEU K02287)		60	Küpfer
F., P.-O., crête NE de la Tartère, 1700 m (72-1435)	30		Küpfer
F., P.-O., Opoul, 170 m (70-1885)		60	Küpfer
F., Lo., Vallée de la Jonte, 480 m (70-1918)		60	Küpfer
F., Va., versant SE du Ventoux, 1260 m (71-235)		60	Küpfer
F., A.-M., Col de Bleine, 1460 m (NEU K02282)	30	60	Küpfer
F., A.-M., Gorges de la Roya, 1200 m (NEU K02270)	30	60	Küpfer
I., Cuneo, Vallée de la Stura de Demonte (leg. G. Bono, 71-1028)		60	Küpfer
F., B.-A., versant N de la Cayolle, 100 m (NEU K02279)	30		Küpfer
F., B.-A., Fours, 1500 m (NEU K02283)		60	Küpfer
F., H.-A., Ceillac, 1700 m (NEU K02288)	30	60	Küpfer
F., H.-A., entre le Col du Mt Genève et Briançon, 1500 m (NEU K02280)	30	60	Küpfer
F., Isère, Mayres, 740 m (NEU K02281)		60	Küpfer
F., H.-S., Pralognan (J. bot. Dijon, 71-1047)		60	Küpfer
F., Ain, SSW du Colomby de Gex, Praffion, 1380 m (J. bot. Genève, 71-1055)		60	Küpfer
F., H.-S., Le Vuache au-dessus de Chaumont, 500 m (J. bot. Meyrin, 71-1112)		60	Küpfer
CH., Vs., N de Saillon, 720 m (NEU K02293)	30+38		Küpfer
CH., Vs., V. d'Hérens, amont du pont de Lugneré, 1020 m (leg. E. Beuret, NEU)		60	Küpfer
CH., Vs., V. d'Hérens, Pralovin sur les Haudères, 1770 m (leg. E. Beuret, NEU)	30		Küpfer
CH., Vs., Schallberg, 1320 m (NEU K02275)		60	Küpfer
CH., Fribourg, Les Mortheys, Brenlaire-Dessus, 1800 m (leg. C. Béguin, 73-1079)		60	Küpfer
CH., Berne, Bienne, garide du Pavillon, 460 m (NEU K02301)	30		Küpfer
I., Aoste, Cogne, 1600 m (J. bot. Champex, 69-393)		60	Küpfer
Belgique, Namur, Treignes (J. bot. Jamioulx, 71-1014)		60	Küpfer

<i>Origines</i>	<i>n</i>	<i>2n</i>	<i>Auteurs</i>
Yougoslavie, Dalmatie, Biokovo au-dessus de Makarska, 1000 m (leg. P. Correvon, 73-887)		60	Küpfer
R. F. A., Aümühle b. Dölme (Weser) (J. bot. Göttingen, 70-832)		60	Küpfer
R. F. A., Hessen, Wanfried s. Werra (J. bot. Oldenburg, 70-1450)		60	Küpfer
R. D. A., Dresden, env. de Meissen (J. bot. Halle, NEU K02297)		60	Küpfer
R. D. A., Halle, Kyffhäuser Gebirge, Ochsenburg (J. bot. Jena, 70-1298)		60	Küpfer
R. D. A., Halle, Felsheide am Kyffhäuser, Bad Frankenhausen (J. bot. Leipzig, 71-867)		60	Küpfer
R. D. A., Halle, Harz, Quedlimburg (J. bot. Jena, 69-1016)		60+24, 60	Küpfer
Hongrie, Budapest, plantes spontanées (J. bot. Budapest, 68-1074, 69-1262, 70-1415)		60	Küpfer
Formes ambiguës rapportées provisoirement au var. <i>liliago</i>			
E., Jaén, NW du Cerro Cabañas, 1600 m (NEU K02267)		30	Küpfer
E., Te., entre Camarena de la Sierra et La Puebla de Valverde, 1300 m (NEU K02266)		30	Küpfer
<i>A. liliago</i> var. <i>sphaerocarpum</i>			
F., H.-G., Val d'Esquierry, 1650 m (NEU K03415)		30	Küpfer
CH., Vs., versant S du Catogne, 1800 m (leg. C. Béguin, 73-1087)		30	Küpfer
CH., Vs., Le Catogne (NEU K02299)		30	Küpfer
<i>A. liliago</i> var. <i>multiflorum</i>			
I., Torino, Val Soana, au-dessus d'Ingria, 800 m (leg. P. Correvon, 72-1445)		30	Küpfer
I., Torino, Fenestrelle, V. Cristone, 1650 m (69-1529)		30	Küpfer
CH., Vs., Gabi, 1225 m (NEU K02277)		30	Küpfer
CH., Vs., Zwischbergental, 1150 m (72-1531)		30	Küpfer
CH., Tessin, Locarno, au-dessus d'Orselina (leg. C. Favarger, NEU K02289)	15		Küpfer
CH., Tessin, entrée du Val Verzasca (leg. Th. Egli, 68-612)		30	Küpfer
CH., Tessin, Bellinzona, Pizzo Camoghé, 1400 m (J. bot. Champex, 71-801)		30	Küpfer
CH., Tessin, Val Maggia, Bosco, 1500 m (leg. Th. Egli, 71-877)		30	Küpfer
CH., Tessin, Arzo, 700 m (leg. C. Favarger, NEU K02292)		30	Küpfer
F., Vosges, Rotenbach, 1230 m (J. bot. Nancy, 71-1035)		30+14, 30	Küpfer
F., Bas-Rhin (J. bot. Strasbourg, 68-1067)		30	Küpfer

<i>Origines</i>	<i>n</i>	<i>2n</i>	<i>Auteurs</i>
<i>A. baeticum</i>			
E., Gr., Sierra Nevada, Corral de Veleta, 3200 m (NEU K02285)	15	30	Küpfer (1968)
E., Malaga, Sierra Tejeda, Maroma, N de El Selladero, 1750 m (NEU K02268)		30	Küpfer
<i>A. ramosum</i>			
Matériel de jardin botanique	16		Stenar (1928)
Suède, cultivé au Hortus Bergianus (Stockholm) à partir de plantes récoltées en Scanie	16		Elvers (1932)
Hongrie, Cott. Hajdú-Bihar, in a ertis silvae "Bagaméri-erdő"		32	Polya (1950)
F., Isère, Alsace		32	Gagnieu & Linder (1955)
Hongrie, Ablakoskö, Mts Bükk; Mt Naszál, Vác		32	Baksay (1956)
Sans indication d'origine		32	Holmen (in Löve & Löve, 1961)
Suède, fran Degeberga och Ravlunda		30	Strandhede (1963)
Pologne, Plutowo near Chelmno on Vistula; in Naklo		32	Jaworska (in Skarlinska 1964)
F., Jura central, Chassagne, 500 m		32	Parreaux (1971)
Suède, Hejnum par, Kallgatburgen (J. bot. Göteborg, 71-1204)		30	Küpfer
R. D. A., Halle, b. Wurzen (J. bot. Halle, 69-58)		30	Küpfer
Suède, Endre par, Ölbach (J. bot. Göteborg, 71-1205)		30	Küpfer
R. D. A., Thüringen, Bezirk Gera (J. bot. Leipzig, 71-868)		30	Küpfer
Autriche, Dobratsch, Gailtaler Alpen (J. bot. Graz, 68-565)		30	Küpfer

Le genre *Anthericum* compte une centaine d'espèces en Afrique centro-occidentale et australe (Meusel & al., 1965). S'il offre encore un petit centre de différenciation au Mexique avec une dizaine d'espèces, il n'est représenté dans les autres parties du monde que par quelques rares espèces. Presque inexistant en Asie (seul l'*A. ramosum* s'y trouve en quelques stations occidentales), il ne possède plus que trois espèces en Amérique du Sud et un nombre égal en Europe, à savoir les *A. liliago*, *A. baeticum* et *A. ramosum*.

L'*A. liliago* n'est pas à proprement parler un orophyte. Il constitue l'exemple type d'une espèce eurhypse dont les colonies planitiales descendent jusqu'au bord de la mer alors que ses populations orophiles atteignent l'étage subalpin, voire l'étage alpin. La question est alors de savoir si l'*A. liliago* est un taxon à exigences écologiques très souples sans pour autant présenter de variations morphologiques ou cytologiques ou s'il s'agit au contraire d'une espèce collective dans laquelle il est possible de définir plusieurs taxons indépendants sous le double aspect de la cytologie et de la morphologie. La question connexe de la participation éventuelle des deux taxons sud-ibérique et nord-africain (*A. baeticum* et *A. algeriense*) à la genèse de la forme la plus répandue de l'*A. liliago* méritait d'être abordée. Nos résultats seront exposés

dans l'ordre où ils ont été obtenus. Partant des données cytologiques, nous abordons la variation morphologique et enfin les problèmes taxonomiques.

Les résultats cytologiques appellent plusieurs remarques. La première a trait au nombre de base. Lorsque nous avons abordé l'étude cytologique des *Anthericum* européens, leur nombre de base n'avait pas été établi en toute certitude. Les données les plus nombreuses relataient $x = 16$ aussi bien pour l'*A. liliago* que pour l'*A. ramosum* et cela pour des régions très variées (Suède, Hongrie, Jura, Vosges, etc.). Cependant, l'un des deux auteurs à avoir étudié les *A. liliago*, *A. ramosum* et leur hybride, soit Strandhede (1963) publiait respectivement $2n = 60$, $2n = 30$ et $2n = 45$, 44 pour des plantes du sud de la Suède appartenant à ces trois taxons, résultats qui donnaient un certain crédit aux comptages de Bowden (1945) rapportant $x = 15$ pour l'*A. liliago*. De plus, Strandhede reprenant l'étude du matériel d'Elvers (1932) obtint $2n = 60$. Dès lors, on pouvait se demander si plusieurs races chromosomiques aneuploïdes et même polyploïdes, n'existaient pas chez les *Anthericum* européens comme le laissaient pressentir les numérations rapportant $2n = 30$, 32 mais aussi 60, 64 pour l'*A. liliago* et dans l'affirmative quelle en était la distribution. En définitive nos résultats qui intéressent quelque 62 localités disséminées dans la plus grande partie de l'aire et qui concernent les trois taxons européens, ont donné entièrement raison à l'auteur suédois. Tous nos comptages, à deux exceptions près, qu'ils aient été réalisés sur des mitoses de racines ou sur des méiotes, ont mis en évidence des nombres multiples de $x = 15$. Un individu de la population de Saillon offrait à la diacinèse de la microsporogénèse $30 II + 3 B$; 2 chromosomes *B* s'appariaient en fin de prophase pour constituer un petit bivalent qui se partageait à l'anaphase I, le troisième passant dans l'une ou l'autre de deux cellules-filles. Enfin, les trois chromosomes *B* se clivaient à l'anaphase II de telle sorte que chaque microspore héritait d'un ou de deux chromosomes surnuméraires. Seules deux plantes se sont trouvées aneuploïdes ($2n = 31$, $2n = 62$); elles provenaient respectivement des Vosges (71-1035) et du Harz (69-1016). Force nous est d'admettre que parmi les données antérieures rapportant $2n = 32$ ou 64 plusieurs résultaient d'une interprétation erronée des images cytologiques. Les nombres zygotiques $2n = 32$ étaient d'ailleurs considérés comme étant tétraploïdes, interprétation qui n'est pas compatible avec le nombre de base $x = 15$. En revanche, chez l'*A. liliago*, nos résultats sont venus confirmer l'existence de deux races cytologiques, l'une à $2n = 30$ et l'autre à $2n = 60$. Le cytotype tétraploïde est le plus répandu puisqu'il se rencontre de l'Espagne à la Hongrie et des Alpes maritimes à la Suède (fig. 13). La répartition des populations diploïdes paraît très erratique, offrant trois centres principaux, l'un ibérique occupant les régions orientales de l'Espagne au sud du rio Mijares, le deuxième en Alsace couvrant les départements du Haut- et du Bas-Rhin, alors que le dernier qui dans l'état actuel de nos connaissances paraît le plus important, se superpose à peu près à la région insubrienne. Enfin deux stations de montagne, très isolées au sein des populations polyploïdes, ont été trouvées, l'une en Haute-Garonne dans le Val d'Esquierry (Pyrénées) et l'autre dans les Alpes suisses (Catogne).

Le problème de l'origine de la race tétraploïde ne pouvait être abordé sans l'étude préalable des différentes phases de la méiose. La microsporogénèse dont nous avons observé toutes les étapes sur plusieurs individus de provenances différentes, est très régulière; la prophase hétérotypique conduit à l'individualisation de $30 II$, tous très chromophiles et bien séparés en métaphase I. Ce fait est à mettre en parallèle avec les observations d'Elvers (1932) sur l'hybride *A. liliago* $\times$

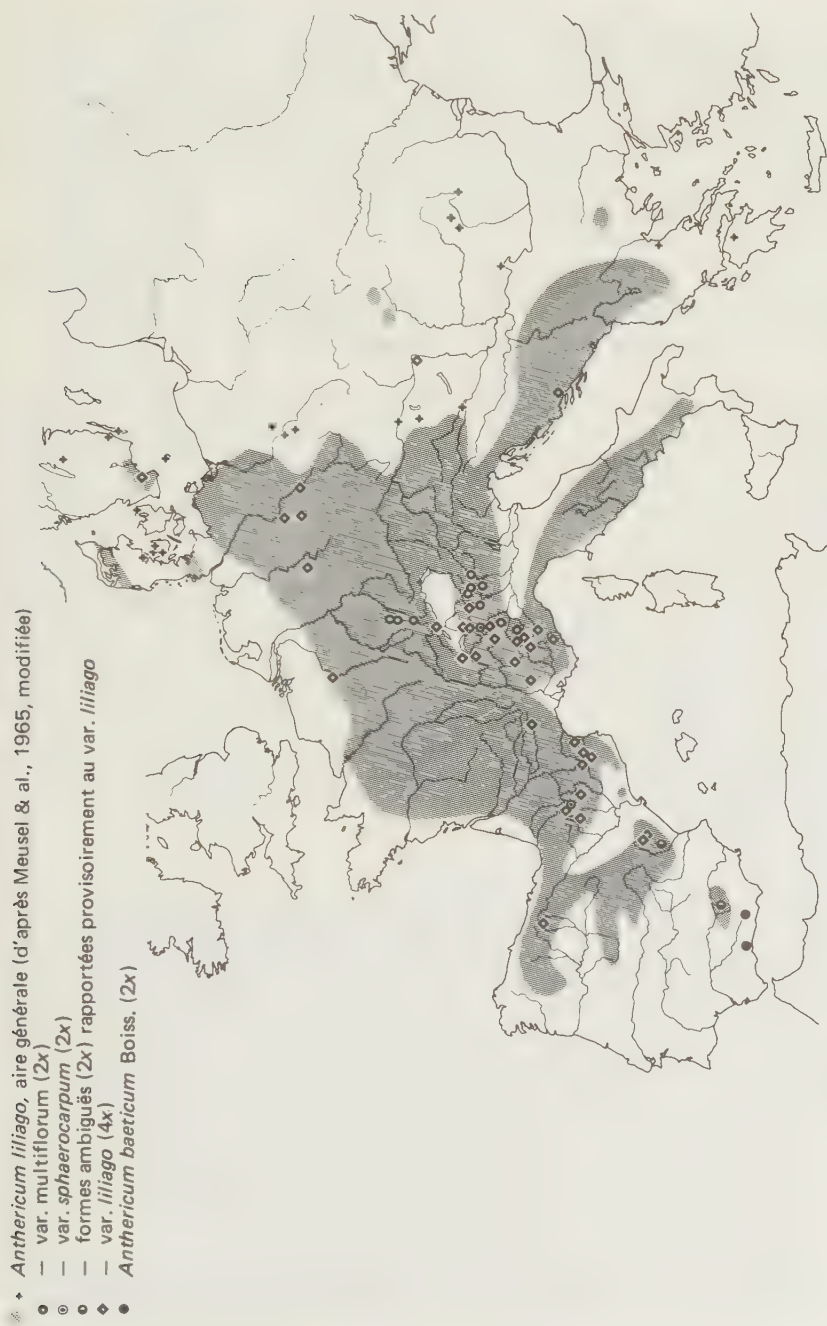


Fig. 13. — Carte de distribution de l'espèce collective *Anthericum liliago* L. (*Anthericum liliago* s.l. offre encore une aire secondaire en Afrique du Nord et quelques rares stations en Asie Mineure).

A. ramosum. Même si les conclusions de cet auteur sont partiellement erronées, il est intéressant de noter qu'Elvers a observé à la diacynèse de l'hybride une syndèse partielle avec formation de 16 *II* et 16 *I*, proportion qui devrait être ramenée à 15 *II* et 15 *I* si l'on tient compte du nombre de base $x = 15$. L'interprétation des méioses d'hybrides est d'ailleurs toujours sujette à caution. Une erreur d'un ou deux chromosomes est possible sans pour autant enlever l'intérêt que représente la mise en évidence d'un nombre assez élevé de bivalents. Deux explications peuvent être apportées à la syndèse partielle observée par Elvers.

- La première suppose que le génotype de l'*A. ramosum* est suffisamment proche de l'un des génotypes de l'*A. liliago* pour permettre le rapprochement des chromosomes homologues à la méiose (allosyndèse).
- La deuxième hypothèse admet que l'*A. liliago* à $2n = 60$ est un autotétraploïde. Les bivalents résulteraient alors de la syndèse des deux génotypes homologues de l'*A. liliago* (autosyndèse), les chromosomes de l'*A. ramosum*, sans partenaire, donnant les univalents. Dans cette deuxième éventualité, on explique mal la régularité parfaite de la méiose du tétraploïde. En effet, la présence de 4 génomes identiques ou très voisins dans une espèce où les chromosomes sont relativement grands et la fréquence de chiasma élevée, impliquerait la formation de multivalents, phénomène que nous n'avons jamais décelé. A moins qu'il existe un mécanisme nous échappant encore qui empêche la formation de multivalents? Toutes ces hypothèses demandent à être vérifiées expérimentalement, ce que nous espérons entreprendre prochainement. Quoi qu'il en soit, la participation de l'*A. ramosum* à la genèse de l'*A. liliago* tétraploïde, si elle n'est pas exclue, nous paraît très aléatoire. L'*A. liliago* polyploïde offrant tous les traits morphologiques du diploïde, il faudrait admettre que les caractères de l'*A. liliago* sont tous dominants dans l'allotétraploïde ce qui ne semble pas démontré par les hybrides naturels étudiés par Strandhede (l.c.) qui montrent des caractères intermédiaires entre les deux parents.

L'évaluation des affinités entre la sippe tétraploïde et les divers taxons diploïdes pouvait être aussi abordée par la confrontation des différents caryotypes. Malheureusement une comparaison qui ne tiendrait compte que des longueurs relatives et des rapports de bras serait insuffisante. En effet, les caryotypes sont peu différenciés. Tous les chromosomes sont hétérobrachiaux à des degrés divers, leur longueur variant entre 3 et 6μ après 2 heures de prétraitement à l'œmn. (pl. IId, e, fig. 14). De plus, les caryotypes à $2n = 30$ des *A. liliago*, *A. baeticum* et *A. ramosum* présentent tous une paire de chromosomes satellitifères, le satellite offrant sensiblement la même dimension que le bras court sur lequel il est inséré. Il est intéressant de noter que contre toute attente, le caryotype de l'*A. liliago* tétraploïde ne laisse apparaître qu'une seule paire de chromosomes pourvus de satellites ce qui infirme autant l'hypothèse impliquant l'autopolyploidie que celle invoquant l'allopolyplôidie avec participation de l'*A. ramosum*. A moins que des translocations inégales, inversions, etc., aient effacé une partie des homologies structurales.

Un dernier fait d'ordre cytologique mérite d'être relevé. Dans 3 populations appartenant à la valence diploïde (*A. baeticum*, K02268; *A. liliago*, K02292,



Fig. 14. — Métaphases de méristèmes radiculaires.
 a, *Anthericum liliago* var. *sphaerocarpum* (Val d'Esquierry, K03415). b: *Anthericum baeticum* (Sierra Tejada, K02268). c, *Anthericum ramosum* (Suède, 71-1205). d, *Paradisialia liliastrium* (Tête à Pierre-Grept, K03322). e, *Anthericum liliago* var. *liliago* (Peña Redonda, K02269).

K02299), nous avons observé des cellules à $2n = 60$ chromosomes dans les méristèmes radiculaires. Une corrélation étroite semble exister entre le diamètre des racines et la fréquence des cellules polyploïdes. Dans les racines les plus grosses, une proportion supérieure à 50% de cellules en mitose sont affectées par l'endopolyploïdie, les racines les plus fines ne présentant pas ce phénomène. Notons que toutes les racines fixées étaient jeunes et bien blanches. Le nombre élevé de cellules en division attestait d'ailleurs la croissance rapide des racines. Les chromosomes en métaphase dans les cellules à $2n = 60$ sont rigoureusement identiques dans leur forme et dans leur dimension à ceux des cellules à $2n = 30$. La présence de cellules polyploïdes n'est pas due au prétraitement à l'œmn., toutes les pointes de racines ayant été traitées uniformément (2 h. à la température ordinaire). De plus, la polyploïdie des cellules méristématiques affecte les racines les plus volumineuses, celles-là même où des difficultés de pénétration retardent et diminuent l'effet de l'agent mitoclasique. En revanche, nous croyons pouvoir imputer au prétraitement le fait que les chromosomes ne prennent pas l'aspect de "diplo-chromosomes" si caractéristique des caryocinèses qui suivent les endomitoses. Bien que l'hypothèse ne soit pas à exclure, nous ne pensons pas qu'il y ait une relation entre ce phénomène et la formation de populations tétraploïdes. La multiplication végétative n'est pas très importante chez les *Anthericum*. D'autre part, nous n'avons jamais décelé d'individus polyploïdes isolés au sein de populations diploïdes. Remarquons cependant que jusqu'ici nous n'avons pas trouvé de cellules polyploïdes chez l'*A. ramosum* qui ne semble pas avoir différencié de races chromosomiques.

Observations morphologiques

Les caractères végétatifs n'apportant aucun renseignement utile dans l'étude taxonomique des *Anthericum* européens, force est de se rabattre sur les caractères floraux et fructifères. Malheureusement, en herbier, il est généralement impossible de se rendre compte de la dimension et de la forme exactes des tépales. De plus, les fruits qui fournissent les critères les plus intéressants font le plus souvent défaut ou, s'ils sont présents, ne sont pas arrivés à maturité complète ou encore sont déformés par le séchage. D'autre part, il est très difficile d'intégrer de mémoire "in situ" la physionomie de toutes les populations examinées et d'en saisir les différences morphologiques. Nos observations résultent donc essentiellement de cultures comparées.

Dans les conditions du jardin botanique de Neuchâtel, la floraison des *A. liliago* débute dans la deuxième quinzaine de mai et se prolonge jusqu'à la mi-juin. Les populations septentrionales ou alticoles sont en général plus tardives que les formes méridionales ou de basses altitudes, la première à fleurir étant celle de la Sierra Tejada. Il ressort de la confrontation des différentes populations que l'on peut non seulement distinguer la sippe polyploïde de la plupart des populations diploïdes, mais encore reconnaître au sein des formes diploïdes plusieurs taxons ayant des caractères morphologiques, chorologiques et, à un moindre degré, écologiques propres. Dans un premier temps, il convenait d'établir à quelle valence chromosomique se rattachait le type de Linné, les taxons infraspécifiques devant y être subordonnés.

A la suite du protologue de l'*A. liliago*, Linné mentionne "habitat in Helvetia, Germania, Gallia", indications trop vagues pour permettre de trancher la question

de la valence chromosomique du type. Linné donne encore deux références "Hort. ups. 83, It. Scan." se rapportant à deux de ses travaux antérieurs. Le premier (Hortus Upsaliensis..., 1748) est consacré à des plantes en culture au jardin botanique d'Upsala. A la page 83, faisant suite à la diagnose de la plante que Linné nommera dans le "Species Plantarum" *A. liliago*, on lit "habitat in Pyrenaeis". Enfin, dans Iter Scanicum (Skånska Resa..., 1751), Linné traite de plantes récoltées en Scanie (province méridionale de la Suède). Dans l'herbier de Linné dont nous avons vu les photographies publiées par l'I.D.C., deux échantillons sont réunis sous le nom d'*A. liliago*. L'exsiccatum le mieux conservé, comprenant une inflorescence de 30 fleurs environ et une feuille relativement large (8.5 à 9 mm), porte le numéro 432.7 et l'indication "HU" (Horto Upsaliensi). Tout porte à croire que cet exsiccatum est le témoin de la plante cultivée à Upsala que Linné cite dans l'Hortus Upsaliensis. Comme elle semble provenir des Pyrénées, elle est selon toute probabilité tétraploïde. Le deuxième échantillon réduit à une seule inflorescence pauciflore (~10-flore) porte le numéro 432.8 et la mention "Scania". Il correspond sans doute à la référence d'Iter Scanicum. Comme un léger doute subsiste quant à l'origine de l'exsiccatum N° 432.7 sur lequel l'origine spontanée n'est pas spécifiée, nous choisirons comme lectotype l'exsiccatum N° 432.8 de Scanie, cela afin de nous permettre d'affirmer en toute sécurité que le type appartient bien au taxon tétraploïde [en effet le matériel de Scanie étudié par Strandhede (1963) est 4x]. La seule réserve qui pourrait être formulée à ce choix est le fait que Linné dans le "Species Plantarum" ne cite pas la Suède dans la distribution de l'*A. liliago*. Cependant les indications chorologiques qu'il donne concernent dans la plupart des cas les stations étrangères à la Suède. D'autre part, la référence à Iter Scanicum, antérieur au "Species Plantarum", atteste que Linné avait connaissance en 1753 de la présence de l'*A. liliago* sur sol suédois.

Pour l'étude des taxons infraspécifiques diploïdes, nous nous référerons constamment au type tétraploïde. Il nous paraît donc approprié d'en donner une description précise que nous utiliserons comme étalon. Si elle n'est pas exhaustive, du moins elle fait ressortir tous les caractères importants du linnéon.

Anthericum liliago L. var. *liliago*

Géophyte à rhizome très court portant de nombreuses racines fasciculées charnues. Souche revêtue de restes foliaires fibreux peu nombreux. Feuilles toutes radicales en rosette, linéaires, de 3 à 10 mm de large, planes ou canaliculées, dressées, obliques ou étalées, glabres. Hampes florales naissant au centre de la rosette foliaire, dépassant les feuilles, de 25 à 80 cm de hauteur, dressées, nues, glabres, lisses. Inflorescence 10 à 35-flore, en grappe simple, portant plus rarement 1 ou 2 axes secondaires rigides. Bractées à limbe lancéolé-trinervié, atténué à l'extrémité distale en une pointe étroite, les inférieures plus courtes ou plus longues que le pericladium, les supérieures beaucoup plus courtes. Pédoncules floraux articulés, à pericladium de 8 à 14 mm, 2 à 5 fois plus long que le pédicelle vrai. Fleurs grandes, blanches; corolle infundibuliforme, non étranglée à la base (pl. 2c); tépales tous trinerviés, l'interne (18 à 27 x 4 à 8.5 mm) un peu plus large que l'externe; étamines 6, en deux verticilles, les internes un peu plus longues que les externes, atteignant environ la demi-longueur du périanthe; style dépassant les

étamines. Pédoncules fructifères dressés; capsules ovoïdes-oblongues, aiguës au sommet (fig. 15a), à valves $\pm$ ridées-nervées. Graines noires, luisantes, à contour irrégulier-angleux, pesant entre 4 et 10 mg.

Parmi les populations que nous avons suivies en culture, celles de la Sierra Tejada et de la Sierra Nevada se distinguent aisément de toutes les autres. Les caractères propres à cette sippe sont les suivants: pédoncules floraux très courts, l'articulation avec le pericladium se situant à 1 ou 2 mm de la tige; pericladium 4 à 8 fois plus long que le pédoncule proprement dit; fleurs en grappe simple, peu nombreuses (2 à 14); corolle infundibuliforme étranglée à la base (pl. IIb); tépales petits, mais proportionnellement assez larges (12 à 13 $\times$ 4.5 à 5.8 mm); pericladium dressé presque parallèle à l'axe de l'infrutescence au moment de la maturité des fruits; capsules ellipsoïdes-oblongues, obtuses au sommet (fig. 15c) avant la déhiscence, à valves distinctement ridées transversalement.

Ces caractères nous paraissent suffisamment originaux pour que nous estimions tout à fait justifié de séparer spécifiquement de l'*A. liliago* la sippe bétique sous le nom proposé par Boissier (1845, vol. 2: 619), soit *A. baeticum* (Boiss.) Boiss. Si les populations de la Sierra Nevada et de la Sierra Tejada partagent les caractères énumérés ci-dessus, elles n'en sont pas pour autant rigoureusement identiques au double point de vue écologique et morphologique. Nous avons récolté la forme névadéenne sur silice, à une altitude particulièrement élevée (3200 m), dans une nardaaie très fraîche. Son phénotype répond à celui du var. *font-queri* S. & Ma. qui est d'ailleurs "à peine distinct du type" d'après les propres termes de Maire (1958, vol. 5: 51). Ses hampes florales pauciflores [2 à 5(-10)-fiores] n'atteignent guère plus de 10 à 25(-40) cm. Les capsules assez étroites (11 $\times$ 5.5 mm) offrent des valves aiguës; enfin les graines comptent parmi les plus petites que nous ayons examinées (2 mg). Quant à la population de la S. Tejada, elle croissait sur calcaire en compagnie des *Helictotrichon sarracenorum*, *Dictamnus albus*, *Anthyllis tejedensis* et *Aethionema* gr. *ovalifolium*. L'*A. baeticum* y était remarquable par son port élevé (40 à 60 cm), ses hampes multiflores (8 à 15-fiores), ses capsules plus ventrues (11 $\times$ 7 mm) à valves subobtusées et ses graines plus grandes (4 mg). L'ensemble de ces caractères permet de rapprocher cette population du var. *rhypaeum* (Pau & Font Quer) Maire. Il est intéressant de noter que malgré leur habitus différent, les deux populations appartiennent à la même valence chromosomique.

Les autres formes européennes diploïdes nous paraissent toutes entrer dans la définition de l'*A. liliago* s.l. Cependant, il est possible de distinguer plusieurs sippes différentes. Les diploïdes alsaciens et insubriens diffèrent du type tétraploïde par leurs fleurs plus petites, leurs capsules ovoïdes-subglobuleuses, aiguës au sommet (fig. 15b), mais avant tout par leurs inflorescences plus fournies, les individus de belle venue montrant 30 à 55 fleurs (pl. IIa). En revanche, le poids des graines (4 à 8 mg), un peu inférieur à celui des semences du tétraploïde, est un critère plus difficile à saisir sans une étude statistique. Quant à la largeur des feuilles, elle n'apporte aucun renseignement utile, le même gradient de variation s'observant chez les deux cytotypes. Par ses caractères morphologiques suffisamment tranchés, cette sippe nous a paru mériter un statut particulier. Il convenait donc de chercher si parmi les taxons infraspécifiques subordonnés à l'*A. liliago*, au reste peu nombreux, l'un ou l'autre ne coïnciderait pas avec elle. Si l'on fait abstraction des taxons affines des *A. baeticum* et *A. algeriense*, seuls 4 taxons de rang inférieur à la sous-espèce ont été rapportés à l'*A. liliago* et sont cités dans plusieurs flores.

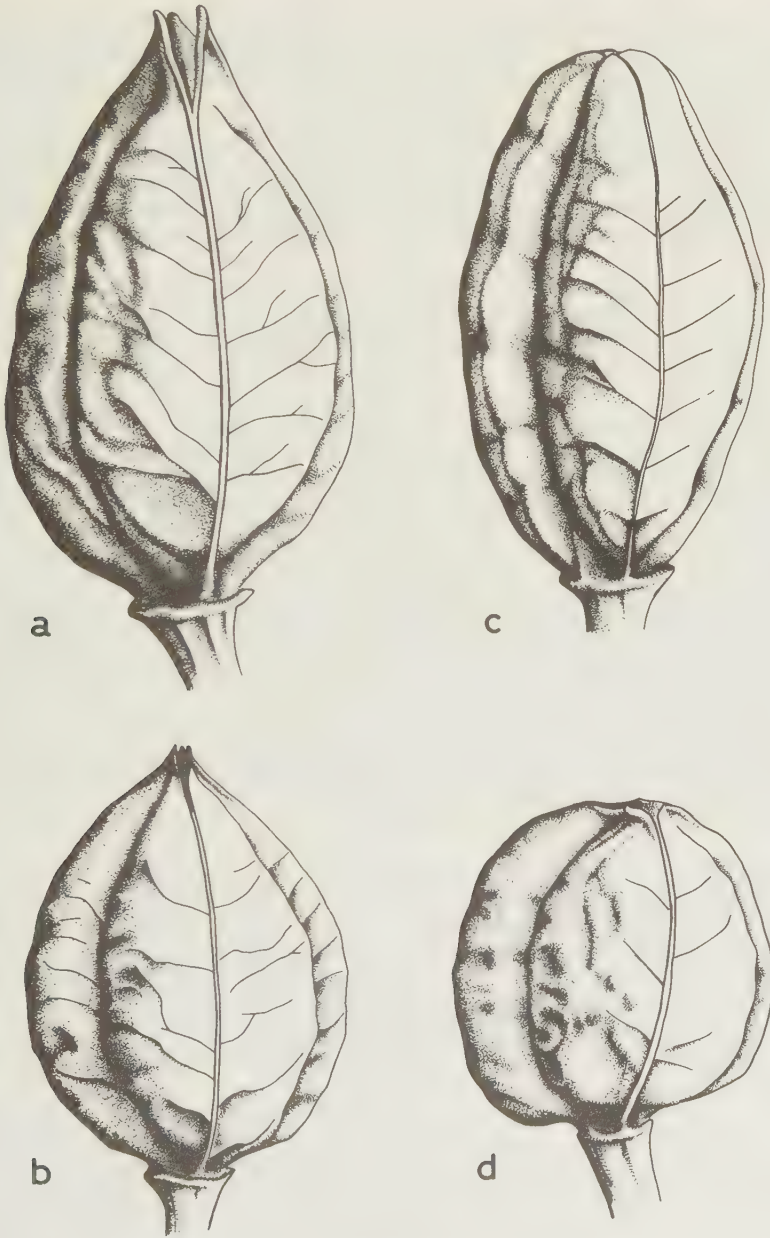


Fig. 15. — Capsules des *Anthericum liliago* var. *liliago* (a), var. *multiflorum* (b), var. *sphaerocarpum* (d), *A. baeticum* (c).

- Le f. *fallax* (Willd.) Skalický diffère du type par ses inflorescences ramifiées et ses fleurs plus petites. Skalický (1958) a montré que le f. *fallax* ne méritait pas un statut plus élevé, ses exigences écologiques et sa distribution se superposant à celles du type.
- Le var. *robustum* Domin correspond lui aussi à une forme ramifiée de l'*A. liliago*, ce qui lui a valu d'être subordonné par Hegi (1909, vol. 2: 202) à l'*A. ramosum*, point de vue qui est contesté par Skalický. Le var. *robustum* ne serait qu'une forme sporadique particulièrement vigoureuse du linnéon.
- Quant au var. *australe* Willk., décrit sur la base de plantes du Haut-Aragon et selon toute vraisemblance tétraploïde d'après nos comptages, il correspond à une forme trapue des stations très sèches. Nos échantillons du Guara et du Turbon répondent à la définition de ce taxon par ailleurs sans grande signification.
- Le dernier taxon infraspécifique a été décrit par Skalický (l.c.) sous le nom de proles *balcanicum*. Les caractères invoqués par l'auteur tchèque sont essentiellement quantitatifs et portent sur les dimensions plus faibles de toutes les parties de la plante balkanique: hauteur (40 cm), largeur des feuilles (3 mm), pericladium (8 mm), longueur des pièces périnthaires (15.5 mm), largeur des tépales externes (3.8 mm) et internes (4.8 mm). Cependant, en dépit de la petitesse des fleurs, nous ne croyons pas que le taxon de Skalický soit identique au diploïde insubrien et alsacien, cela pour plusieurs raisons. La distribution du proles *balcanicum* comprend d'après Skalický les pays suivants: Hongrie, Yougoslavie, Albanie, Grèce, Roumanie (?), Bulgarie, Turquie. Or, les 4 sondages cytologiques que nous avons opérés dans cette aire ont révélé un nombre tétraploïde. Enfin, le critère majeur pour distinguer la sippe insubrienne concerne les inflorescences qui sont très fournies, caractère qui n'est pas mentionné par Skalický pour le proles *balcanicum*. Dans ces conditions, nous nous autorisons à définir un nouveau taxon sous le nom de var. *multiflorum*.

Anthericum liliago L. var. *multiflorum* Küpfer, var. nova

A varietate typica floribus minoribus, tepalis externis (16-)17-20 mm longis, 3.5-4.5 mm latis, internis (16-)17-20 mm longis, 4-6 mm latis; racemo (25-)30-45(-50) flores gerenti; capsula ovoideo-subglobosa, acuta 8-10(-11) mm longa, 6 mm lata; seminibus pondus 4-8 mg aequantibus differt. Habitat in Insubria, Alsasiaque. **Holotypus** in herbario novicastrensi (CH., Valais, Gabi, pelouses mésophiles, 1225 m, NEU K02277).

L'aire disjointe de ce taxon comprend la région insubrienne, du Piémont au Tessin mais se prolonge selon toute probabilité jusqu'au lac de Garde voire au-delà, et la partie alsacienne de la vallée du Rhin. Au sud des Alpes, la ligne de démarcation entre les sippes diploïde et tétraploïde suit les crêtes sur lesquelles passe la limite sud de la province d'Aoste, du massif du Gran Paradisio au Mont Rose. De là, elle continue sur la chaîne pennine, le versant nord étant dévolu au var. *liliago*, le versant sud au var. *multiflorum*.

La découverte de deux populations orophiles diploïdes (nous insistons sur le fait qu'il ne s'agit pas d'individus isolés), l'une pyrénéenne (V. d'Esquierry) et l'autre alpienne (Catogne) cernées par les populations tétraploïdes paraît surprenante. Elles diffèrent des var. *liliago* et var. *multiflorum* par plusieurs traits phénologiques et morphologiques. Les caractères les plus frappants sont: l'époque de floraison tardive (mi-juin dans les conditions du jardin de Neuchâtel), les feuilles relativement larges et surtout les fruits vert foncé avant la maturité, sphériques (fig. 15d), à valves aussi larges que hautes. Nous estimons qu'il convient de distinguer cette sippe des précédentes sous le nom de var. *sphaerocarpum*.

Anthericum liliago L. var. *sphaerocarpum* Küpfer, var. nova

A varietate typica floribus minoribus, tepalis externis 15-18 mm longis, 4 mm latis, internis 15-18 mm longis, 5 mm latis; capsulis subsphaericis obtusis longitudine valvarum latitudinem haud superanti; pedicellis fructiferibus patulo-erectis, curvatis ascendentibus; seminibus pondus 4-7 mg aequantibus differt. Habitat in Pyrenaeis, in Valle "Esquierry", Alpibusque ad montem "Catogne". **Holotypus** in herbario novicastrensi (F., H.-G., Val d'Esquierry, 1650 m, NEU K03415).

Au vu de son aire très disjointe, nous sommes tenté de considérer le var. *sphaerocarpum* comme le représentant actuel d'un taxon orophile, autrefois plus répandu dans les Alpes et les Pyrénées, décimé par les glaciations et que sa vitalité réduite, liée à sa valence diploïde, a empêché de s'opposer à l'avance des tétraploïdes plus conquérants.

Les deux dernières populations diploïdes, espagnoles, posent quelques problèmes d'identification. Celle de S. de Javalambre nous paraît très proche des formes les plus petites du var. *liliago* (fleurs grandes, hampes pauciflores). N'ayant étudié qu'une seule population, il nous est difficile de nous prononcer sur son statut définitif.

Quant à la population du Cerro Cabañas, récoltée dans un sous-bois de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii*, nous l'avons placée provisoirement sous le pavillon de l'*A. liliago*, mais plusieurs de ses caractères rappellent l'*A. baeticum*, en particulier ses pédoncules très courts (1 à 2 mm en-dessous de l'articulation) et ses hampes pauciflores. L'incertitude subsistant au sujet de sa véritable identité provient du fait que nous n'avons pas vu d'échantillons en fruits, la capsule fournissant le critère le plus sûr pour distinguer l'*A. baeticum* de l'*A. liliago*, mais résulte peut-être aussi de l'habitat particulier de cette population dans une station très ombragée et fraîche.

En résumé, nous pensons que la subdivision de l'espèce collective *A. liliago* devrait se faire comme suit:

- *A. liliago* var. *liliago*: taxon tétraploïde, eurhypse, à répartition presque continue de la moitié nord de l'Espagne à travers toute l'Europe jusqu'en Hongrie.
- *A. liliago* var. *multiflorum*: taxon diploïde inféodé aux étages collinéen et montagnard en Alsace et en Insubrie.

- *A. liliago* var. *sphaerocarpum*: taxon diploïde subalpin offrant quelques rares stations (2 dans l'état actuel de nos connaissances) très isolées, dans les Alpes et les Pyrénées.
- *A. baeticum*: endémique bético-rifain diploïde. Ses affinités avec l'*A. algeriense* (Boiss. & Reuter) Skalický seront encore à préciser. La remarque de Maire (l.c.) indiquant que les "formes de transition sont assez fréquentes entre les subsp. *algeriense* et *baeticum*" permet de penser qu'il conviendra peut-être à l'avenir de subordonner l'endémique nord-africain à l'*A. baeticum*.

***Paradisialia liliastrium* (L.) Bertol., Fl. Ital. 4: 133. 1841.**

Paradisialia liliastrium

- F., P.-O., Vallée de Carol, défilé de la Faou, 1580 m (NEU K02323), $2n = 30$ (non $2n = 16$, Küpfer, 1969).
 F., B.-A., Col de Vars, versant sud, 1800 m (NEU K02325), $2n = 30$.
 F., H.-A., au-dessous du Belvédère du Viso, 2100 m (NEU K02326), $2n = 30$.
 F., Dauphiné — Savoie (J. bot. Grignon, NEU K03323), $2n = 30$.
 F., Ain, Reculet (NEU K03320), $2n = 30$.
 CH., Vaud, Tête à Pierre Grept, 1700 m (J. bot. Meyrin, NEU K03322), $2n = 30$.

Paradisialia lusitanica (Coutinho) Samp.

- Portugal, Braga — Charces (J. bot. Coimbra, 71-1302), $2n = 30$.
 Portugal (J. bot. Utrecht, 71-866), $2n = 30$.

Le genre *Paradisialia*, très affine des *Anthericum* dont il ne diffère que par l'absence de pericladium, est monotypique d'après Suessenguth (in Hegi, 1939). Cependant, d'autres auteurs incluent encore dans le genre le *P. bulbifera* Lingelsh. de l'est du Tibet. Enfin, du *P. liliastrium* est détaché parfois le *P. lusitanica*, endémique du nord-ouest de la Péninsule ibérique. Au point de vue chorologique, notons que Suessenguth (l.c.) et Hermann (1956) signalent le *P. liliastrium* dans la cordillère cantabrique, indication que nous avons reprise dans un travail précédent (Küpfer, 1969). Toutefois Dupont (in Meusel & al., 1965) et Lafnz (1973) contestent l'existence de ce taxon dans le nord-ouest de l'Espagne.

Dans une note préliminaire (Küpfer, l.c.), nous avons rapporté le nombre chromosomique $2n = 16$, obtenu sur une plante des Pyrénées-Orientales que nous avons cru alors appartenir au *P. liliastrium*. Nos témoins très caractéristiques en faisaient foi (F., P.-O., Vallée de Carol, NEU K02323). Cependant au moment de la fixation effectuée "in situ", les Lis-de-St-Bruno étaient en pleine floraison. La difficulté de trouver du matériel favorable nous avait contraint à nous rabattre sur les boutons supérieurs d'inflorescence à l'anthèse, objets en général défavorables, car les boutons apicaux avortent le plus souvent. De plus, nous avons eu la bonne ou plutôt mauvaise fortune de trouver au milieu de plantes fleuries, une hampe moins avancée sur laquelle nous avons prélevé quelques pièces florales. Au moment de l'étude au laboratoire, seules ces dernières offraient des mitoses, par ailleurs très claires. L'intérêt de la valence $2n = 16$ mise en évidence, que nous interprétions comme diploïde sur la base de $x = 8$, nous avait engagé à poursuivre des investigations cytogéographiques sur cette belle espèce. La suite de nos recherches devait

nous donner tort. En effet, sur toutes les populations étudiées ultérieurement, nous avons compté $2n = 30$, soit une valence notablement plus élevée correspondant à un nombre de base $x = 15$. Ces nouveaux résultats mettaient donc en cause notre première numération et nécessitait une mise au point. Dans cette perspective, nous sommes retournés en août 1970 dans la Vallée de Carol. Les *Paradisias* étaient alors en fructification. Quand bien même l'échantillon transplanté à Neuchâtel a péri sans que nous ayons eu la possibilité d'en déterminer la valence chromosomique, nous avons observé $2n = 30$ sur des racines fixées sur place. De plus, dans la Vallée de Carol, nous avons découvert des infrutescences de l'*Ornithogalum pyrenaicum*, espèce qui nous avait échappé lors de notre premier passage. Une confusion avec un jeune individu d'*Ornithogalum*, intriqué dans une touffe de Lis-de-St-Bruno, n'est pas exclue. Cette hypothèse est étayée par le fait que l'*O. pyrenaicum* a précisément $x = 8$ comme nombre de base (cf. Bolkhovskikh & al., 1969). Quoi qu'il en soit, nous considérons le nombre publié précédemment (Küpfer, 1969) comme faux; il est à remplacer par la valence $2n = 30$, commune aux populations pyrénéennes, alpiennes et jurassiennes.

Les données cytologiques relatives au *P. liliastrum* sont peu nombreuses et concernent toutes du matériel de jardins botaniques. Ainsi, Bowden (1945) et Zhukova (1967) ont compté $2n = 30$. Quant à Stenar (1928), il a trouvé $2n = 32$ et Satô (1942) $2n = 48$. Enfin, chez le *P. lusitanica*, Fernandes (1950) indique $2n = 32$ et $2n = 64$ pour des plantes de la Serra do Gerês (Portugal). Nos résultats, en accord avec ceux de Bowden et de Zhukova, établissent ainsi sans ambiguïté le nombre de base $x = 15$ et cela aussi bien chez le *P. liliastrum* que chez le *P. lusitanica*. Les résultats différents obtenus par les auteurs précités doivent sans doute être interprétés comme des valences aneuploïdes isolées, car la dysploidie nous paraît très peu vraisemblable dans ce genre. La constance intraspécifique du nombre de base dans le genre *Anthericum* que nos recherches ont démontrée parle dans ce sens. Le caryotype du *P. liliastrum* est peu différencié (fig. 14d); les 30 chromosomes présentent tous une constriction submédiane à subterminale; une paire de chromosomes relativement grands portent un satellite sur le bras court. L'aspect du complément (forme et taille des chromosomes) est très semblable à celui des *Anthericum* européens diploïdes.

Il est intéressant de relever que le genre *Paradisias* offre le même nombre de base que les trois *Anthericum* européens ce qui est d'autant plus curieux que le nombre $2n = 30$ est de toute évidence un nombre secondaire comme le prouve l'existence des valences $2n = 14$ et $2n = 16$ chez deux espèces respectivement américaine et africaine du genre *Anthericum*. Dès lors, faut-il admettre que les *Anthericum* et les *Paradisias* dérivent d'une souche commune ou au contraire que le caryotype à $2n = 30$ a pris naissance indépendamment dans les deux genres? Le fait que les deux taxons soient en définitive bien voisins et qu'ils occupent en gros le même territoire nous incline à préférer la première hypothèse. Les *Paradisias* pourraient en quelque sorte être considérés comme des *Anthericum* dépourvus de pericladium. Avant de tirer une conclusion il convient cependant d'attendre que l'étude cytologique des *Anthericum*, africains en particulier, soit plus avancée.

Crocus grex albiflorus*Crocus albiflorus*

- F., P.-O., Vallée de Llo, 1800 m (68-1113), $2n = 8$.
 F., Ain, Reculet (leg. C. Béguin, 69-1778), $2n = 8$.
 F., Ain, Reculet (leg. C. Béguin, 70-1580), $2n = 8$.
 CH., Fribourg, Vuadens, 820 m (leg. L. Keller, 70-1514), $2n = 8$.
 CH., Vs., Zermatt, Schwarzsee, 2500 m (69-1366), $2n = 8$, $2n = 16$.
 CH., Obwald, Engelberg (J. bot. Bâle, 70-305), $2n = 8$.

Crocus cf. napolitanus

- Autriche, Koralpe, Seehöhe, 1500 m (leg. P. Correvon, 69-1738), $2n = 18$.

Le groupe de taxons gravitant autour du *C. albiflorus* comprend en Europe centrale les trois espèces suivantes:

- C. albiflorus* Kit., ex Schult., Oestr. Fl. ed. II. 1: 101.
C. napolitanus Mord. & Loisel., Herbier général de l'amateur. (Paris) 2: 101. 1817.
C. heuffelianus Herbert, J. Hort. Soc. London 2: 273. 1847.

De ces trois taxons, seul le *C. albiflorus* est représenté dans la flore pyrénéenne.

Le genre *Crocus* a déjà suscité de nombreuses études cytologiques, mais la plupart des auteurs ont utilisé du matériel de jardin botanique. En raison de la multiplicité des formes cultivées et de phénomènes d'hybridation, inévitables en culture, leurs résultats n'offrent aucun intérêt au point de vue cytogéographique.

Le *C. albiflorus* est un orophyte sud européen dont le centre de gravité est pyrénéo-alpien. Encore très répandu dans le Jura, il atteint au nord les Vosges et la Forêt Noire. Au sud il s'observe dans les Apennins, la Sicile et les Balkans. Eurhypse, il croît entre 400 et 2600 m, mais les conditions optimales à sa croissance se situent entre 1000 et 1800 m où il abonde dans les pâturages. Son nombre chromosomique établi par Linder (1961) sur différentes populations alsaciennes, jurassienne et alpienne (Isère) a été confirmé par Wolking (1964; matériel autrichien), par Skalinska (1968; plantes des Alpes bernoises), par Zickler & Lambert (1967; matériel alsacien) et enfin par Favarger (1972d; plantes des Apennins; Gran Sasso). Sur des plantes d'origines très diverses, tous ces auteurs rapportent la même valence diploïde et un nombre de base $x = 4$. Au point de vue morphologique les caractères propres au *C. albiflorus* sont la petitesse de la corolle, à divisions oblongues et étroites (16 à 26 x 7 à 13 mm), les internes ciliées-hirsutes à la base, et les stigmates qui atteignent au plus le tiers inférieur des anthères.

Le *C. napolitanus* est une espèce planitiaire dont l'aire principale est plus méridionale et embrasse les Carpathes, les Balkans, les Apennins et diverses stations disséminées dans le nord de la Hongrie (Mts Bükk), la Tchécoslovaquie, le nord de la Forêt Noire, l'Alsace, l'ouest (Provence, Dauphiné) et le sud des Alpes. Linder (l.c.) a montré qu'en Alsace le *C. albiflorus* ne s'observait que dans les Hautes-Vosges alors que le *C. napolitanus* était strictement localisé dans la plaine du Rhin entre 150 et 450 m d'altitude. Le même auteur a déterminé que le *C. napolitanus* était

tétraploïde et que même si son caryotype était construit sur la même base $x = 4$, il ne résultait pas de la simple duplication de la garniture chromosomique du *C. albiflorus*. De plus, il a démontré que les deux espèces étaient interstériles, car tous ses essais de croisements se sont révélés infructueux. L'auteur français admet enfin que le *C. napolitanus* est un des témoins de la flore steppique qui s'est installée à la périphérie de l'arc alpien après les glaciations (hypothèse d'ailleurs déjà formulée par Hegi en 1909). Si Wolkinger (1964) parvient aux mêmes conclusions que Linder à propos des nombres chromosomiques des *C. albiflorus* et *C. napolitanus*, il a en revanche observé des hybrides entre les deux espèces ($\times$ *C. fritschii* Derganc) et vérifié que leur nombre chromosomique était bien intermédiaire ($2n = 12$). Le *C. napolitanus* diffère du *C. albiflorus* par sa corolle plus grande, à gorge barbue et à divisions oblongues assez larges (25 à 50 $\times$ 8 à 18 mm), ainsi que par ses longues anthères (15 à 17 mm) surmontées par les stigmates.

L'aire du *C. heuffelianus* est plus orientale et comprend la Bessarabie, les Carpathes (jusqu'à 2000 m), les Balkans, la Moravie et les Sudètes. Skalinska (1966) a étudié récemment les plantes carpathiques connues sous le binôme de *C. scepusiensis* et a conclu qu'il ne s'agissait en fait que d'un écotype qu'il convient d'inclure dans le *C. heuffelianus*. Les conclusions de l'auteur polonaise reposent sur des considérations morphologiques et sur la comparaison des idiogrammes des deux taxons. A cet égard, Skalinska a établi que les caryotypes des *C. heuffelianus* et *C. scepusiensis* étaient identiques et que leurs nombres chromosomiques, $2n = 18$, les séparaient nettement du groupe des *C. albiflorus* et *C. napolitanus*. Au point de vue morphologique, le *C. heuffelianus* partage avec le *C. napolitanus* la grandeur de la corolle et le fait que les stigmates dépassent les anthères, mais s'en distingue par sa gorge glabre et ses anthères plus petites.

De nos observations, il ressort que les caractères cytologiques du *C. albiflorus* sont très instables. Les modifications du caryotype ne tiennent pas tant de la polyploidie, mais affectent avant tout la morphologie des chromosomes. Ainsi, contrairement aux auteurs précités, nous ne pouvons pas en général définir les paires de chromosomes homologues. Le seul caryotype presque symétrique, qui est aussi le moins différencié, est celui de la population de Vuadens (fig. 17a). Les faibles différences qui apparaissent entre chaque chromosome des trois premières paires entrent sans doute dans la marge d'erreur de la méthode. En revanche, si les longueurs relatives des chromosomes 7 et 8 sont sensiblement identiques, ils diffèrent toutefois par la structure du bras court qui porte en 8 une constriction secondaire; cette différence était constante sur toutes les métaphases observées.¹ De même dans la population de Zermatt, une observation sommaire pourrait donner l'impression que le caryotype est symétrique (fig. 17e). La comparaison de nombreuses métaphases nous a persuadé du contraire. Sur le diagramme ci-dessous (fig. 16) chaque chromosome a été placé en fonction de ses *Lr* (longueur relative) et *R* (rapport de la longueur des bras) moyens. Afin de donner une idée de la dispersion des

¹ Les caryotypes reproduits par la figure 17 sont le résultat de plusieurs observations. Les idiogrammes *a*, *b*, *c* et *d* ont été réalisés sur la base de cinq dessins très précis de plaques métaphasiques sélectionnées pour leur clarté. Les chromosomes ont été classés en tenant compte de leur longueur relative ($Lr = \text{longueur du chromosome} / \text{longueur totale du complément}$) et du rapport des longueurs des bras ($R = \text{longueur du bras long} / \text{longueur du bras court}$). Les valeurs de *Lr* et de *R* résultent donc de la moyenne de cinq mesures. Pour établir les idiogrammes *f* et *g*, nous n'avons disposé que d'une, respectivement deux images métaphasiques très nettes. Enfin le caryotype *e* est fondé sur le dessin et la comparaison de 12 métaphases.

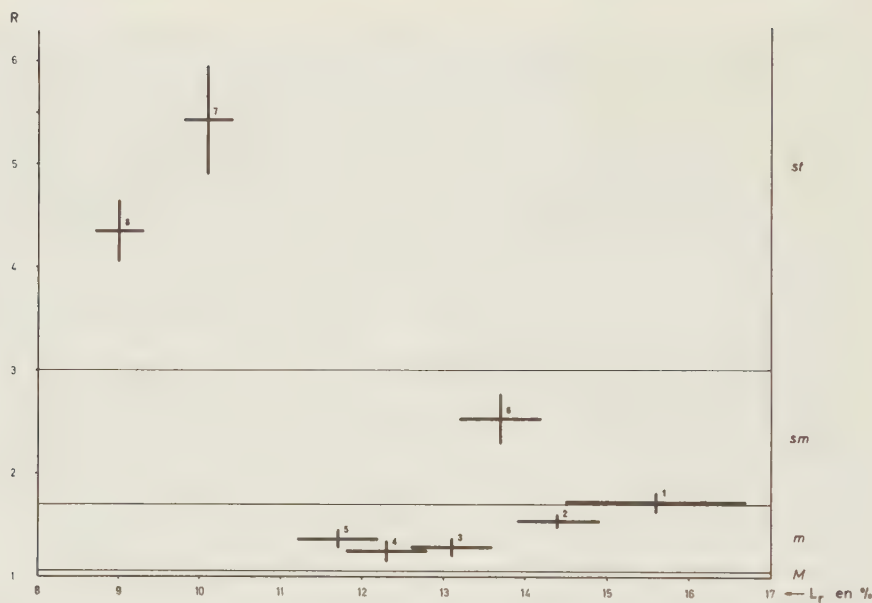


Fig. 16. — Représentation graphique du caryogramme du *Crocus albiflorus* (Zermatt, 69-1366). Chaque chromosome est figuré par une croix. Les coordonnées des intersections sont respectivement les moyennes des L_r [longueurs relatives calculées en % (portées en abscisse)] et les moyennes des R [rapports des longueurs des bras (portés en ordonnée)]. La longueur de chaque branche représente les écarts-type. Nombre d'échantillons: 12 (cf. texte).

mesures effectuées, nous avons également représenté les écarts-type des variables L_r et R . Dans le diagramme, il apparaît d'emblée que les chromosomes 5 et 6 sont très isolés alors que la paire 3-4, et peut-être aussi 1-2, est formée de chromosomes homologues, car les valeurs respectives de L_r et de R varient pour les deux chromosomes dans des intervalles très voisins. Le couple 7-8 est selon toute probabilité aussi hétérogène. L'asymétrie du caryotype des plantes à $2n = 8$ de Zermatt a encore été vérifiée sur le caryotype d'un individu tétraploïde (sur trois étudiés) découvert dans la même station. Son caryogramme, équilibré, montre clairement qu'il s'agit d'un autotétraploïde, sans doute occasionnel (il conviendra néanmoins d'entreprendre une étude de population), car sa formule chromosomique [$8m + 2(m - sm) + 2sm + 4st^{sat.}$] est l'expression multipliée par deux du caryotype diploïde [$4m + 1(m - sm) + 1sm + 2st^{sat.}$].

Les caryotypes les plus visiblement dissymétriques ont été décelés sur deux populations, l'une pyrénéenne (Vallée de Llo, fig. 17d) et l'autre jurassienne (Reculet, fig. 17c). Dans ce matériel, on peut néanmoins considérer les chromosomes 1 et 2, 3 et 4 et enfin 5 et 6 comme homologues deux à deux; une petite réserve doit cependant être faite au sujet de la première paire dont les deux éléments sont de tailles légèrement inégales. En revanche, si les chromosomes 7 et 8 se signalent par une constriction secondaire, l'un d'eux est toujours nettement plus court. Ce petit élément apparaît clairement sur la planche 1e. D'autre part, si l'on confronte

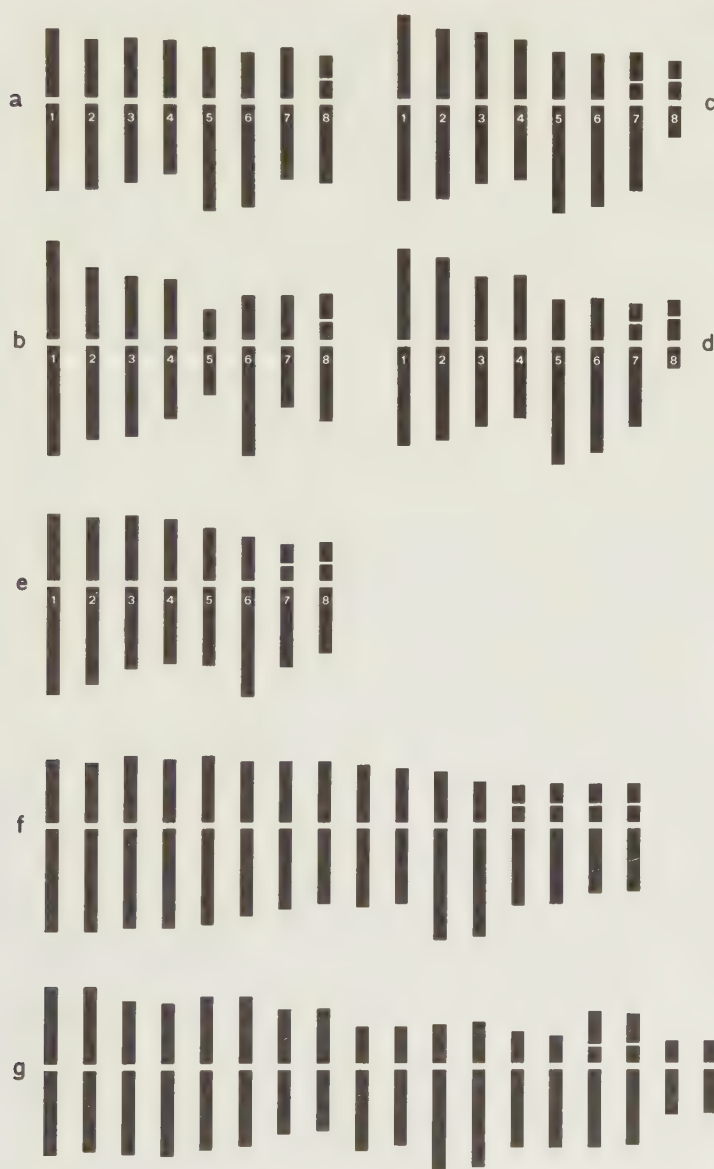


Fig. 17. — Idiogrammes des *Crocus albiflorus* (a-f) et *C. cf. napolitanus* (g).
Crocus albiflorus: a, Vuadens, 70-1514; b, Reculet, 69-1778; c, Reculet, 70-1580; d, Vallée de Llo, 68-1113; e-f, Zermatt, 69-1366. *Crocus cf. napolitanus*: g, Koralpe, 69-1738.

les caryogrammes des deux populations, force est de reconnaître qu'ils sont très semblables, sinon identiques. Toutefois nous hésitons à voir là plus qu'un phénomène fortuit, car imaginer qu'un caryotype asymétrique, et selon toute probabilité instable, puisse être le témoin actuel du caryotype d'un syngaméon primitif pyrénéo-jurassien nous paraît très hypothétique. Il conviendra cependant de s'en assurer en étudiant différentes populations des Pyrénées,¹ de l'Auvergne et du Jura. D'ores et déjà, on peut dire qu'il existe dans le Jura méridional un autre caryotype très différencié qui est illustré par la figure 17b.

Nous avons également tenté de comparer le caryotype de l'individu tétraploïde de Zermatt avec celui du *C. napolitanus* qui possède la même valence chromosomique. A cette fin, nous disposions d'un *Crocus* provenant de la Koralpe (Alpes austro-orientales autrichiennes) où Wolkinger (1964) ne cite que le *Crocus* de Naples. Or, son étude cytologique a révélé un nombre chromosomique inattendu, à savoir $2n = 18$, alors que l'auteur autrichien, à l'instar de Linder (1961), mentionne $2n = 16$ pour cette espèce. Par ses caractères morphologiques, grandeur de la corolle, style dépassant les anthères, la plante de la Koralpe correspond bien au groupe des *C. napolitanus*-*C. heuffelianus*. De plus, par sa corolle à gorge barbue, elle se rapproche davantage du *C. napolitanus*. Une culture comparée des différents taxons sera entreprise prochainement afin de déterminer les affinités exactes de cette plante. La question qui se pose est de savoir si le taxon de la Koralpe est un hyperploïde dérivé du *C. napolitanus* ($2n = 16$) ou une sippe plus proche du *C. heuffelianus* ($2n = 18$). Comme son caryotype est parfaitement symétrique, il faudrait admettre, au cas où le complément à $2n = 18$ relèverait de l'aneuploïdie, que les deux chromosomes en surnombre sont homologues. On pourrait aussi imaginer que la paire la plus petite est constituée de chromosomes *B*, mais de tels chromosomes n'ont jamais été signalé à notre connaissance dans ce groupe d'espèces, tout au moins dans les populations naturelles. Un autre fait significatif mérite d'être relevé. Dans l'ensemble de son aire, le *C. napolitanus* est une espèce de basse altitude, qui végète de préférence entre 0 et 450 m. Sa présence à quelque 1500 m à la Koralpe (le *C. napolitanus* est même signalé jusqu'à 2000 m à la Koralpe par Suessenguth [in Hegi, 1939]), est donc surprenante et nous inclinons à penser qu'il s'agit peut-être d'un taxon à rapprocher du *C. heuffelianus* dont le comportement écologique serait semblable. En effet, cette dernière espèce est indiquée dans les Carpathes à des altitudes équivalentes. La question pourra être résolue en étudiant les caractères cytologiques de plusieurs populations orophiles et planitaires de Styrie. Ajoutons cependant que le caryogramme de la plante de la Koralpe [$8m + 6sm + 2(sm - st) + 2st^{saf.}$] diffère de celui établi par Skalinska (1966) pour les formes carpathiques du *C. heuffelianus* [$6m + 2(m - sm) + 4sm + 2st + 2(st - t) + 2t$].

L'instabilité du caryotype du *C. albiflorus* est sans doute responsable de la stérilité partielle, mais constante, du pollen. Tout porte à croire que les modifications structurales (translocations, duplications, etc.) qui affectent la garniture chromosomique ont des répercussions défavorables sur le déroulement de la méiose. Notons toutefois que l'image de diacinèse donnée par Zickler & Lambert (1967) montre 4 bivalents. Malheureusement ces auteurs ne précisent pas le caryo-

¹ Bien que les caryogrammes des plantes de la Vallée de Llo aient été établis à partir de trois bulbes différents, nous ne pouvons pas affirmer qu'ils ne sont pas issus d'un même clone, car la multiplication végétative est très efficace dans le genre *Crocus* et au moment de la récolte nous n'avons pas pris garde à prélever nos échantillons en plusieurs endroits éloignés.

gramme de leur matériel. En supposant qu'il soit aussi asymétrique, l'absence de phénomènes de caténation à la méiose laisserait supposer que la dissymétrie ne procède pas de translocations, mais d'autres modifications structurales, telles la duplication ou l'inversion. Cette hypothèse ne pourra être vérifiée qu'en procédant à une étude génétique. A l'avenir, il sera aussi des plus important d'étudier, sur le même matériel, à la fois le caryogramme et la cinèse méiotique. Pour sa part, Wolkinger (1964) fait remarquer qu'à la suite de troubles méiotiques le pollen est très hétérogène. Toutefois, il ne précise pas s'il a réellement étudié la gamétogenèse ou s'il conclut à l'irrégularité de la méiose en se basant sur l'aspect du pollen. Indépendamment de la forte proportion de microspores avortées, l'auteur autrichien observe que le diamètre des grains varie beaucoup, les valeurs extrêmes atteignant respectivement 63 à 168 μ . En revanche, le pollen du *C. napolitanus* (observations de Skalinska [1966]), est constitué de microspores toutes bien conformées. Nos recherches relatives au pollen du *C. albiflorus* corroborent les résultats de Wolkinger. Toutes les populations que nous avons prospectées possèdent une proportion de microspores dépourvues de cytoplasme voisine de 25 à 60%. A première vue, il ne semble pas qu'il y ait une relation directe entre le degré d'asymétrie du caryotype et le taux de stérilité pollinique. Par ailleurs, la variation du diamètre des microspores est aussi très large dans notre matériel. Les histogrammes (fig. 18) établis sur 400 mesures affectent une distribution bimodale dont l'étendue est comprise entre 76 et 158 μ . Si l'on prend soin de diviser l'histogramme en deux secteurs correspondant à chaque groupe de fréquences maximales (la limite passe par la fréquence minimale située entre les deux modes) et d'en calculer séparément la moyenne, on constate que le rapport des cubes des diamètres moyens

$$\left(\frac{\bar{x}_i^3}{\bar{X}_i^3} \cong 2 \right)$$

est voisin de 2, chiffre qui indique que le volume des microspores varie du simple au double en passant de $\bar{X}_i$ à $\bar{x}_i$ (où $i = 1, 2, 3$). Il est donc des plus probable que les microspores les plus volumineuses correspondent à des gamètes non réduits¹ dont la présence n'est sans doute pas étrangère à l'apparition sporadique d'individus polyploïdes tel celui de Zermatt, ceci pour autant qu'un phénomène identique se produise lors de la mégasporogenèse. Enfin, il est intéressant de relever que la fertilité complète du pollen du taxon tétraploïde, le *C. napolitanus*, pourrait indiquer que la polyploïdie a contribué dans ce cas à rééquilibrer le caryotype. Si cette hypothèse était confirmée, on pourrait s'attendre à voir d'autres sippes polyploïdes prendre naissance à partir du *C. albiflorus* diploïde. L'étude du pollen de l'échantillon tétraploïde de la population valaisanne (Zermatt) du *C. albiflorus* sera à cet égard très instructive.

En définitive, indépendamment des problèmes soulevés par la plante de la Koralpe, il est intéressant de relever que le comportement cytologique des populations pyrénéennes, jurassiennes et alpiennes est très semblable. Leur caryotype est affecté par d'intenses remaniements structuraux et dans l'état actuel des connaissances il nous paraît vain de chercher à reconstituer le caryogramme primitif.

¹ Il a en effet été démontré dans différents matériels que les gamètes non réduits offraient en moyenne un volume double de celui des microspores à valence normale.

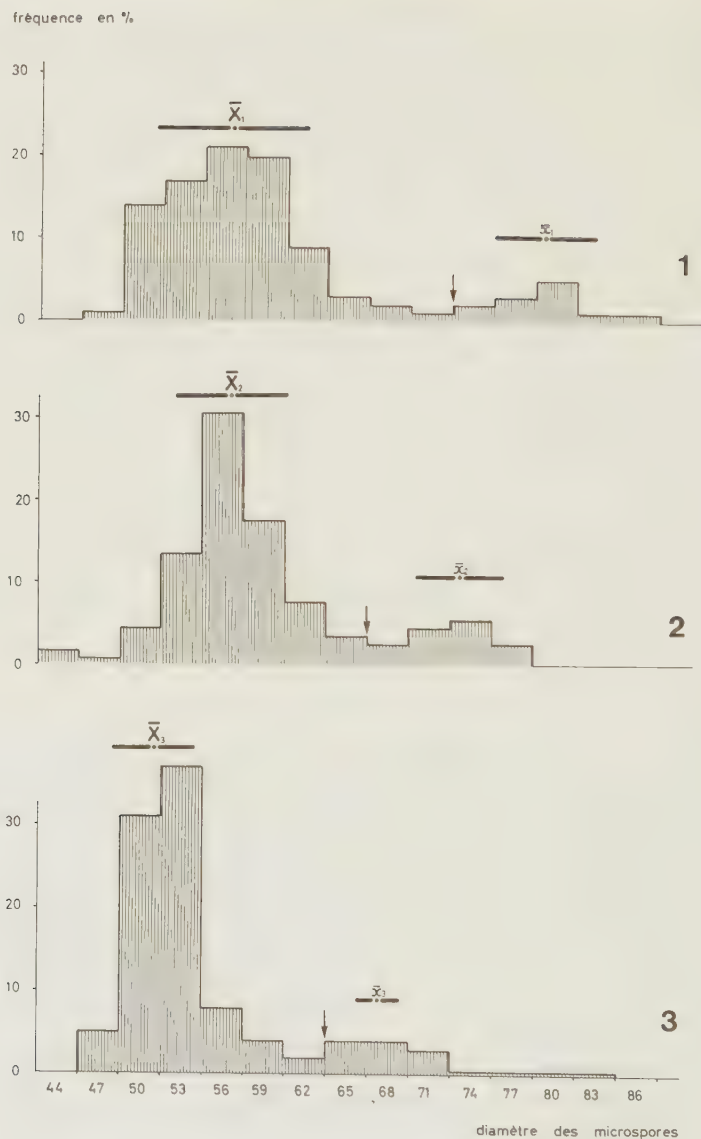


Fig. 18. — Diamètre des microspores du *Crocus albiflorus* (1 division = 5.1μ).
 1, Reculet (70-1580). 2, Zermatt (69-1366). 3, Vallée de Llo (68-1113).
 La moyenne (point central) et l'écart-type (trait épais), figurés au-dessus des histogrammes, ont été calculés pour chaque secteur de la distribution (correspondant aux deux modes). La flèche indique la limite choisie. Nombre de mesures par population: 400.

naissances il nous paraît vain de chercher à reconstituer le caryogramme primitif. En effet, les cinq populations étudiées ici répondent à quatre formules chromosomiques différentes [Vuadens: $4m + 3sm + 1st^{sat.}$; Reculet (fig. 17b): $1(M - m) + 4m + 1(m - sm) + 1(sm - st) + 1st^{sat.}$; Reculet (fig. 17c) et Llo: $1(M - m) + 1(M - m)^{sat.} + 3m + 1sm + 1(sm - st) + 1st^{sat.}$; Zermatt: $4m + 1(m - sm) + 1sm + 2st^{sat.}$] qui se distinguent elles-mêmes de celles publiées par Skalinska (1968) [$4m + 2(m - sm) + 2(st - t)$] ou par Favarger (1972d) [$4m + 4sm$]. Un tel état de fait rend très aléatoire toute comparaison des caryogrammes du *C. albiflorus* avec une autre espèce, car suivant que l'on se réfère à l'une ou à l'autre des populations du *C. albiflorus*, on sera amené à des conclusions différentes. De même, le fait que le caryotype gamétique du *C. napolitanus* n'est pas la réplique exacte du complément diploïde du *C. albiflorus* n'implique pas nécessairement que le tétraploïde (*C. napolitanus*) a pris naissance par allopolyploïde, car des modifications structurales ont peut-être effacé sur le caryotype une partie des homologues primitives.

Silene grex vallesia

La section *Auriculatae* (Boiss.) Schischkin réunit des espèces uniflores ou à inflorescence en dichasium, à floraison nocturne et à tige florifère naissant sous une rosette de feuilles terminales. Si dans son centre principal de différenciation, iranotouranien, elle compte quelque vingt-deux espèces, la section n'est représentée dans la partie occidentale de la Méditerranée que par quatre taxons. Hormis le *S. mentagensis* Cosson, endémique atlasique, dont il ne sera pas question ici, les trois autres espèces sont étroitement apparentées. Il s'agit des

S. vallesia L., Syst. Nat. ed. 10, 2: 1032. 1759.

S. boryi Boiss., Elenchus: 19. 1838.

S. graminea Vis. ex Reichenb., Icon. Fl. Germ. 6: 52. 1844.

Si l'on s'accorde à reconnaître dans le *S. boryi* une entité bien caractérisée, il présente dans ses stations septentrionales, qui touchent la chaîne cantabrique, des similitudes morphologiques si frappantes avec le *S. vallesia* qu'une parenté directe entre les deux taxons ne paraît pas exclue a priori. L'ampleur de la disjonction (le *S. boryi* n'est pas signalé à notre connaissance à l'est de l'Ebre) n'est pas un argument suffisant pour réfuter une telle hypothèse, car d'autres espèces offrent une distribution cantabro-alpienne avec un large hiatus pyrénéen (*Ranunculus seguieri*, *Minuartia villarii*, etc.). Enfin, si les *S. vallesia* et *S. boryi* ont toujours été considérés comme de bonnes espèces, le *S. graminea* a été diversement interprété. Décrit au rang d'espèce, il a par la suite été placé sous le pavillon du *S. vallesia* à titre de sous-espèce [subsp. *graminea* (Vis. ex Reichenb.) Ascherson & Graebner], voire de variété [var. *graminea* (Vis. ex Reichenb.) Gren. & Godron]. Quant à sa distribution, elle est encore très controversée. Les flores sont bien unanimes pour lui rapporter les populations balkaniques, mais les opinions divergent en ce qui concerne les populations italiennes ou françaises.

C'est à Blackburn (1928) que l'on doit le premier dénombrement chromosomique du *S. vallesia*. L'auteur anglaise publie $2n = 48$ sans indiquer la provenance

de son matériel. A notre connaissance, seul Favarger s'est intéressé après elle à ce groupe d'espèces. Ses résultats, obtenus sur une plante valaisanne (CH., Valais, S du Simplon, in Hess & al., 1967) et sur une plante du Queyras [F., H.-A., Col de la Croix (Favarger, non publié)] confirment le statut tétraploïde du *S. vallesia*. Nos résultats, dont quelques-uns ont été publiés précédemment (Küpfer 1968, 1971b, 1971c), se présentent comme suit.

Silene vallesia

F., Savoie, Val d'Avérole, 2400 m (J. bot. Paris, 72-906), $2n = 24$.

F., H.-A., Champoléon, 1750 m, $2n = 48$.

F., H.-A., versant SW du Lautaret, La Grave, 1400 m (NEU K00375), $2n = 48$.

I., Aoste, Vallée de Cogne, au-dessus de Lillaz (J. bot. Lausanne, 72-450), $2n = 48$.

I., Aoste, Cogne, Val Grauson, 2450 m (72-380), $2n = 48$.

CH., Vs., entre Gabi et Gondo, bord du chemin conduisant à Sistilmatte, 1180 m (NEU K00373), $2n = 48$.

Silene graminea

I., Massa-Carrara, Alpes apuanes, Cave del Sagro, 1300 m (J. bot. Pisa, 72-962), $2n = 24$.

F., Va., Ventoux, rocaïlle sommitale, 1850 m (NEU K00376), $2n = 48$.

***Silene boryi* subsp. *boryi* incl. var. *tejedensis* (Boiss.) Willk.**

E., Gr., Sierra Nevada, Picacho de Veleta, 3000 m (NEU K00309), $2n = 24$.

E., Gr., Sierra Tejada, Maroma, N de El Selladero, 1700 m (NEU K00311), $2n = 24$.

E., Gr., Sierra Nevada, Trevenque, versant SE, 1950 m (NEU K00301), $2n = 24$.

E., Gr., Sierra Nevada, 2000 m (J. bot. Paris, 72-907), $2n = 48$.

E., Gr., Sierra de la Sagra, versant NW, 2250 m (NEU K00306), $2n = 48$.

E., Te., Sierra de Javalambre, versant NE, 1900 m (NEU K00305), $2n = 48$, $n = 24$.

E., Al., NW de Vélez Rubio, El Maimón, versant NE, 1550 m (NEU K00304), $2n = 72$.

Silene boryi* subsp. *penyalarensis

E., Ma., Peñalara, versant SE, 2000 m (NEU K00312), $2n = 48$.

E., Pa., Peña Redonda, versant N, 1600 m (NEU K00303), $2n = 48$.

Un des enseignements les plus inattendus des données cytologiques est l'existence, chez les trois espèces, de races chromosomiques alors que dans le genre *Silene* la polyploidie est relativement peu fréquente, tout au moins parmi les espèces européennes. Sur les métaphases de méristèmes radiculaires traités à l'œmn. et appartenant aux populations diploïdes ou tétraploïdes des *S. vallesia* et *S. graminea*, on observe une paire de chromosomes hétérobrachiaux satellitifères, le satellite étant porté par le bras court (fig. 20a). Chez le *S. boryi* pour lequel nous n'avons étudié que les mitoses de l'ovaire, les satellites n'apparaissent pas, sans pour autant que l'on puisse affirmer qu'ils n'existent pas. Les seules images méiotiques que nous avons observées ont été obtenues sur la race tétraploïde du *S. boryi*. A la diacinèse (fig. 20b), il se forme 0 à 3 tétravalents très caractéristiques. Dans quelques autres cas les liaisons sont plus ténues et l'on ne peut pas assurer qu'il s'agit bien de multivalents. Quoi qu'il en soit, les appariements multiples ne perturbent pas le déroulement des anaphases I et II qui conduisent à la formation de tétrades régulières.

Les analogies entre les trois espèces, déjà relevées au point de vue cytologique, se retrouvent dans le comportement morphologique et, dans une moindre mesure, écologique aussi.

Silene vallesia

Tel que nous le comprenons le *S. vallesia* est un endémique des Alpes occidentales. Si son aire est presque continue sur le versant italien entre le Val Máira et le Val Sesia, elle est beaucoup plus disjointe dans la partie française et suisse (fig. 19). A l'extrémité méridionale de la chaîne principale, il n'est signalé qu'en quelques rares localités entre le Mt Bego au sud et la Vallée de la Méris au nord (Burnat, 1892; Barbero & Bono, 1967). D'après le catalogue de Laurent (1937, vol. 1), le *S. vallesia* manque dans le département des Basses-Alpes. Dans ces régions, il est partiellement remplacé par le *S. cordifolia* All. qui offre les mêmes exigences écologiques et représente le même type biologique, mais appartient à une autre section (sect. *Cordifoliae* Chowdhuri). Quant à la population des Alpes vicentines dont nous n'avons pas vu d'exsiccatum, il conviendra de démontrer qu'il s'agit bien du *S. vallesia* et non pas du *S. graminea*, car le Mte Tormeno cité par Fiori (1924) se trouve presque à mi-chemin des aires respectives de ces deux taxons.

Le *S. vallesia* est inféodé aux éboulis, souvent grossiers, ou aux fentes de rochers de préférence siliceux, mais il n'est pas exclu des terrains basiques. Dans le massif du Mercantour-Argentera (province du Cuneo, W du Col de Tende), Barbero & Bono (l.c.) le considèrent comme caractéristique de la sous-association à *Silene cordifolia* d'un groupement rupicole à *Jovibarba allionii* et *Primula pedemontana* qui se développe sur les rochers siliceux ("porphyroïdes et schisteux").

La distribution des deux races chromosomiques est assez exceptionnelle puisque l'unique population que nous ayons comptée à $2n = 24$ chromosomes (diploïde) se trouve au centre de l'aire, à l'extrémité orientale de la Maurienne (F., Val d'Avérole) dans une région qui, de toute évidence, a été fortement touchée par les glaciations. Ainsi, les populations plus méridionales du Dauphiné ou du Queyras sont tétraploïdes à l'instar des plantes piémontaises et valaisannes. A l'avenir, il conviendra de circonscrire avec précision l'aire occupée par la sippe diploïde en poursuivant l'investigation des populations de Savoie et de la Grande-Chartreuse. Cela permettra de démontrer l'importance réelle de la sippe relictuelle (diploïde).

Au point de vue morphologique, la signature du *S. vallesia* est la largeur de ses feuilles (4 à 12 mm) et de ses calices (6 à 9 mm). Pourtant le critère décisif se rapporte à la pubescence de l'ovaire (cf. tableau 7). Enfin la pubescence des feuilles des rejets stériles est formée d'une manière presque exclusive de poils glanduleux. Les rares poils tecteurs sont distribués en général sur la marge des feuilles.

Silene graminea

Par sa morphologie, le *S. graminea* tient une position intermédiaire entre le *S. boryi* et le *S. vallesia*, mais ses caractères différentiels sont suffisamment tranchés pour qu'il mérite d'être considéré comme une unité spécifique indépendante. Le critère le plus sûr pour le séparer du *S. vallesia* est la glabréité constante de l'ovaire,

	<i>S. vallesia</i>	<i>S. graminea</i>	<i>S. boryi</i> subsp. <i>boryi</i>	<i>S. boryi</i> subsp. <i>penyalarensis</i>
Feuilles des rejets stériles	larges (3.8 à 12 mm), à pubescence glanduleuse; rares poils tecteurs sur les limbes	étroites [1.5 à 4(-5) mm], à pubescence mixte; en général forte proportion de poils tecteurs	étroites (2.5 à 4.5 mm), à pubescence mixte; en général forte proportion de poils tecteurs	larges (4 à 7 mm), à pubescence glanduleuse; très rares poils tecteurs
Longueur des ligules florales	0.2 à 1.4 mm	0.2 à 0.6 mm	0.2 à 1.5 mm	0.7 à 1.4 mm
Longueur des calices	18 à 25 mm	12 à 20(-26) mm	25 à 34 mm	23 à 27 mm
Largeur des calices	6 à 9 mm	4 à 6(-7.5) mm	3.5 à 6 mm	5 à 7 mm
Ovaire	pubescent	glabre	glabre	glabre
Longueur des gynophores à l'anthèse	7 à 14 mm	5 à 10(-13) mm	17 à 23 mm	15 à 17 mm

Tableau 7. — Morphologie comparée des *Silene* européens de la section *Auriculatae*.

qui se retrouve d'ailleurs chez le *S. boryi*. Dans tous ses autres caractères, le *S. graminea* est très variable. Si le gynophore et le calice sont en général plus courts que chez les deux espèces voisines, ils peuvent exceptionnellement atteindre les mêmes dimensions que chez le *S. vallesia*. La pubescence des feuilles est mixte; sur les deux faces du limbe, les poils glanduleux sont mélangés aux poils tecteurs qui constituent une proportion notable du trichome (souvent plus de 50%). Certains individus sont même presque complètement dépourvus de poils glanduleux.

L'aire du *S. graminea* embrasse une grande partie des Balkans nord-occidentaux (fig. 19), de la frontière helléno-yougoslave (Mt Kaimakchalan) à la Croatie (Velebit). Pour le reste de l'aire les opinions divergent, certaines des populations des Apennins centraux ou des Alpes étant attribuées selon les auteurs soit au *S. graminea*, soit au *S. vallesia*. De nos investigations, il ressort toutefois que seules les plantes des Abruzzes, des Alpes apuanes et du Ventoux appartiennent bien au *S. graminea*. Des individus prélevés dans ces deux dernières localités, mis en culture à Neuchâtel, ont gardé tous leurs caractères: feuilles n'excédant pas 1.5 à 4 mm de largeur, ovaires glabres et trichome à nombreux poils tecteurs. En revanche, contrairement aux indications de diverses flores, la distribution du *S. graminea* est tout à fait distincte de celle du *S. vallesia*. Les mentions relatant la présence du *S. graminea* en plusieurs stations des Alpes françaises ou italiennes (Isère: Vénosc; H.-A.: La Grave; Piémont) se rapportent en fait à des individus à feuilles étroites du *S. vallesia*. La pubescence des ovaires et la nature du trichome des feuilles ne laissent subsister aucun doute quant à l'identité de ces plantes. De plus, les plantes obtenues en culture à partir de graines récoltées à La Grave sur des individus à feuilles étroites ont porté des feuilles nettement plus larges que celles des *S. graminea* du Ventoux ou des Alpes apuanes cultivés dans les mêmes conditions. A noter qu'à La Grave, station où Rouy & Foucaud (1896: 124) citent le *S. graminea*, des plantes à feuilles larges, identiques au type du *S. vallesia*, croissent à quelques mètres de distance d'individus à feuilles étroites. Ainsi dans les Alpes, nos observations ne confirment la présence du *S. graminea* qu'en une seule station, à savoir le Ventoux.

Les rares données relatives à l'écologie du *S. graminea* que nous ayons réunies indiquent une préférence, peut-être exclusive, pour les rocaillies et les rochers calcaires. Au Ventoux dans les pelouses écorchées culminales, le *S. graminea* côtoie les *Helictotrichon setaceum*, *Arenaria grandiflora*, *Alyssum cuneifolium*, *Iberis saxatilis*, *Ononis cenisia*, etc. Dans les Alpes apuanes, selon Barbero & Bono (1973), il serait caractéristique des Festuco-Seslerietalia et participerait avec une fréquence assez élevée au cortège floristique des pelouses à *Sesleria apennina* et *Draba bertolonii*.

Au point de vue cytologique, les deux sondages concernant le *S. graminea* révèlent l'existence de deux races chromosomiques, l'une diploïde aux Alpes apuanes et l'autre tétraploïde au Ventoux. La grande variabilité morphologique des populations balkaniques laisse penser qu'il y a peut-être là aussi une différenciation cytologique.

Silene boryi

Le *S. boryi* est surtout remarquable par la longueur des calices (25-34 mm) et des gynophores (17-23 mm). Ce caractère allié à la glabrité de l'ovaire suffit à le définir sans équivoque. Pourtant, comme dans les deux espèces précédentes, le gradient morphologique est assez large. La variation affecte avant tout les dimensions

des feuilles, la nature du trichome foliaire et le nombre des fleurs par inflorescence. Plusieurs taxons infraspécifiques ont été décrits tant en Afrique du Nord que dans la Péninsule ibérique, mais, pour l'instant du moins, il ne semble pas y avoir de corrélation entre les données cytologiques et la morphologie. Le var. *tejedensis* (Boiss.) Willk. auquel on peut rapporter les populations de Sierra Tejada et de Sierra Nevada, aux altitudes moyennes (1700 à 2100 m, Trevenque, Dornajo), est tantôt diploïde, tantôt tétraploïde. Le taxon le plus notable, décrit des massifs siliceux centro-ibériques (Peñalara, Maliciosa), correspond au subsp. *penyalaensis* (Pau) Rivas Martínez. Ses caractères les plus évidents sont la multiflorie et la pubescence très glanduleuse de toute la plante, mais particulièrement des feuilles des rejets stériles (les poils tecteurs sont très rares). De plus, les calices et les gynophores comptent parmi les plus courts de toutes les formes du *S. boryi*. A noter que le subsp. *penyalaensis*, qui occupe une aire disjointe dans la moitié septentrionale de l'Espagne,¹ rappelle beaucoup par son habitus le *S. vallesia*. Cette convergence est telle qu'un examen sommaire pourrait laisser croire à une identité des deux taxons. Le critère déterminant reste dans ces cas ambigus, la pubescence de l'ovaire, nulle chez le *S. boryi*, courte mais dense chez le *S. vallesia*. Quant aux squamules ligulaires de la corolle, qui seraient plus développées chez le *S. boryi* selon Chater & Walters (Tutin & al., 1964), elles ne fournissent pas un critère significatif. Relativement courtes chez le *S. graminea*, les ligules sont de dimensions très variables chez les deux espèces voisines. En règle générale, elles sont plus ou moins allongées, obtuses ou rétuses, voire tridentées, mais elles sont parfois si réduites que les pétales paraissent simplement gibbeux, cela aussi bien chez le *S. boryi* que chez le *S. vallesia*. Le *S. boryi* partage en outre plusieurs caractères avec le *S. graminea* soit la pubescence mixte et l'étroitesse des feuilles des rejets stériles ainsi que la glabréité des ovaires.

L'aire totale du *S. boryi* comprend la Péninsule ibérique et les Atlas marocains. Dans sa variété *tejedensis*, il est encore cité par Boissier (1867, vol. 1: 621) en diverses localités du Moyen-Orient: Liban, Syrie et Iran. Une situation analogue se présente chez le *S. vallesia* qui a été signalé en Arménie turque et au Caucase, sous une forme un peu différente il est vrai (*S. vallesia* var. *caucasica* Bunge). Par la suite ces populations orientales ont été détachées du linnéon sous le binôme de *S. caucasica* (Bunge) Boiss.

Le *S. boryi* colonise indifféremment les rochers siliceux et calcaires, les pierriers stables, voire les pelouses écorchées. En Sierra Nevada, il manifeste une grande souplesse à l'égard des facteurs mésoclimatiques et édaphiques puisqu'il colonise des falaises siliceuses en exposition nord et à plus de 3000 m d'altitude ou des rochers et des arènes dolomitiques orientés au midi entre 1600 et 2000 m. La découverte dans ce massif de deux sippes, l'une diploïde, alticole et silicicole, la seconde tétraploïde aux altitudes inférieures (2000 m; leg. J. bot. Paris; l'altitude permet de supposer que la population croissait sur calcaire), laissait présumer qu'il y avait une corrélation entre les facteurs écologiques (altitude ou nature du substrat) et la distribution réciproque des races chromosomiques. Cette hypothèse n'a pas été confirmée par la suite. Si les populations calcicoles des Sierras de Sagra et de Javalambre sont bien tétraploïdes, les plantes récoltées dans

¹ Les stations situées au nord du Système central sont plus nombreuses que ne le laisse apparaître la fig. 19. Cependant plusieurs indications relevées dans la bibliographie ou en herbier n'ont pu y être portées faute d'être suffisamment précises.

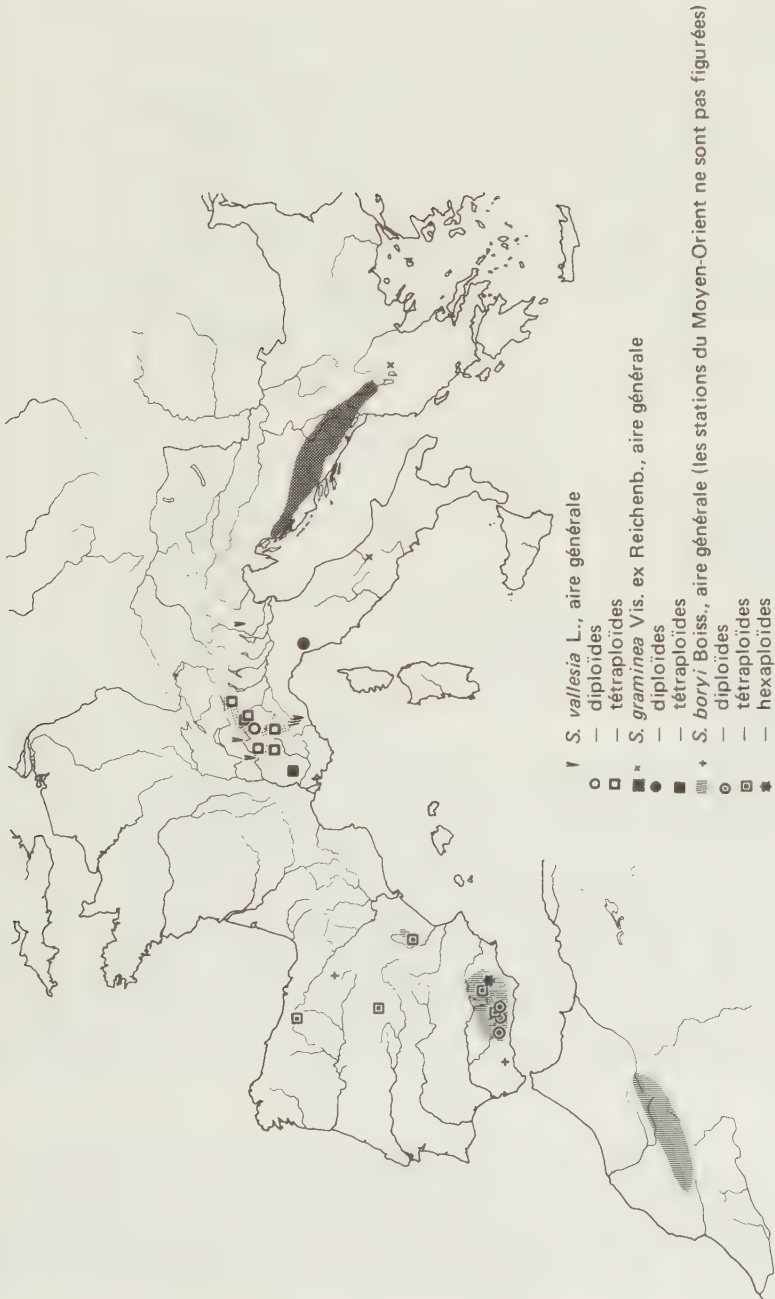


Fig. 19. — Carte de distribution des *Silene* européens de la section *Auriculatae*. Plusieurs stations espagnoles et portugaises du *S. boryi*, relevées dans la bibliographie ou dans les herbiers, n'ont pu être portées sur la carte faute d'être suffisamment précises.

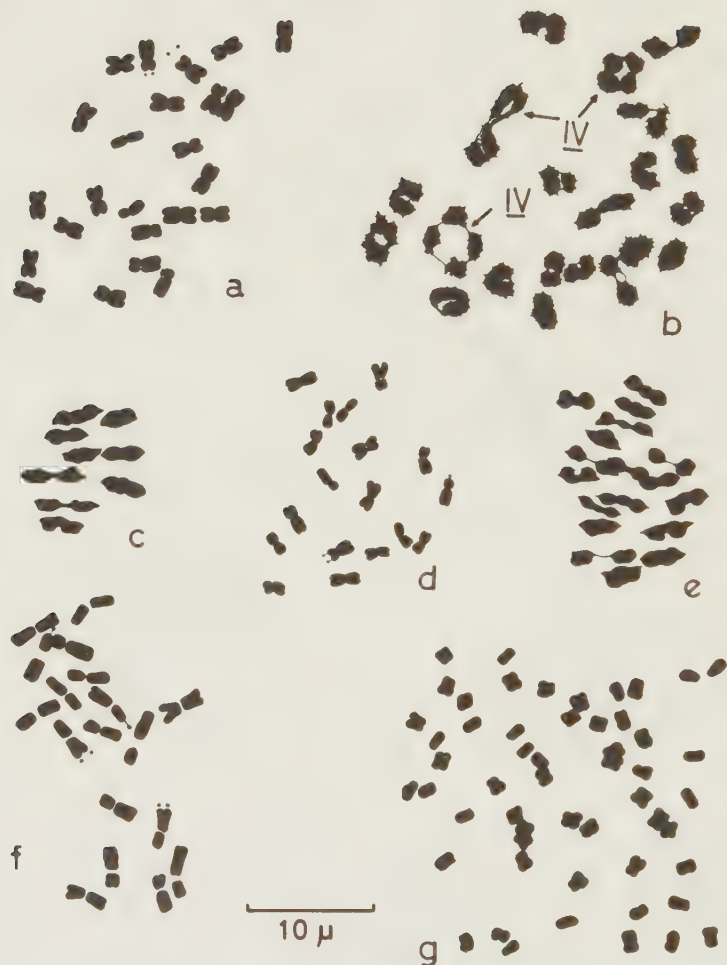


Fig. 20. — a, *Silene graminea*, mitose de racine (Alpes apuanes, 72-962). b, *Silene boryi*, diacinese (Sierra de Javalambre K00305). c, *Paronychia kapela* subsp. *serpyllifolia*, métaphase I (Pic d'Orhy, K00266). d, *Paronychia kapela* subsp. *kapela*, mitose de racine (Gran Sasso, 71-1580). e, *Paronychia kapela* subsp. *serpyllifolia*, métaphase I (Peña Ubiña, K00264). f, *Paronychia kapela* subsp. *serpyllifolia*, mitose de racine (Sierra de Gudar, K00257). g, *Paronychia kapela* subsp. *galloprovincialis*, mitose de racine (Ventoux, K00253).

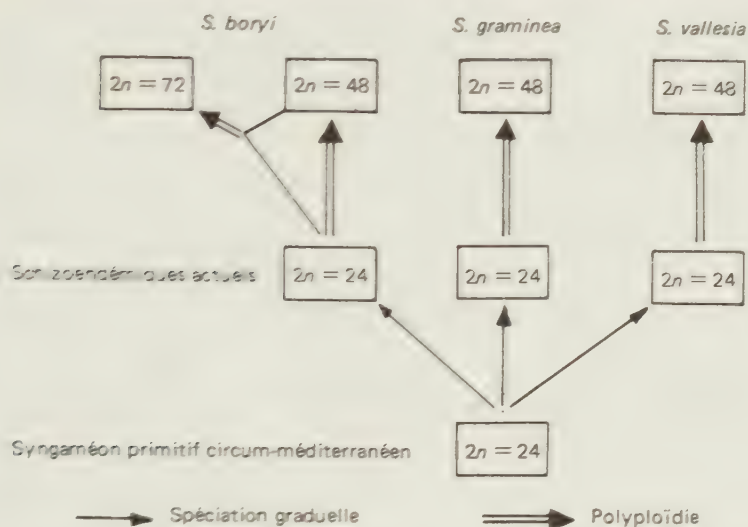


Fig. 21. — Essai de phylogénie des *Silene* européen de la section *Auriculatae*.

des conditions identiques au Trevenque ou en Sierra Tejada se sont révélées diploïdes. De plus, la population ulicole du Peñalara et quant à elle tétraploïde. Le fait que la ou les deux races sont confrontées la sippé diploïde occupe les altitudes les plus élevées mérite d'être souligné.

En définitive, l'étroite parenté morphologique des *S. vallesia*, *S. graminea* et *S. boryi*, ainsi que leur comportement cytologique très semblable, indique clairement une communauté d'origine. Dès lors, il est très probable que ces trois taxons possèdent un ancêtre tertiaire commun (fig. 21) dont l'aire embrassait sans doute l'ensemble des montagnes circum-méditerranéennes. Très tôt, la spéciation graduelle a conduit à l'individualisation de sippes vicariantes diploïdes dont les aires d'abord contigües ont été modelées par les accidents géologiques et climatiques plus récents. Les représentants actuels du syngaméon primitif sont les races diploïdes des trois espèces, auxquelles il faudra adjoindre les taxons les plus affines du domaine franco-touranien, en particulier le *S. caucasica* si tant est qu'il soit diploïde. La polyploïdie enfin a peut-être favorisé une nouvelle extension des aires. Aujourd'hui, par leurs distributions très morcelées, les trois espèces donnent l'impression d'être dans une nouvelle phase de régression.

Silene ciliata Pourret, Mém. Acad. Sci. Toulouse 3: 329. 1788.

Silene ciliata

Portugal, Serra da Estrêla, Cantaros (J. bot. Coimbra), $2n = 24$.

E. Av. Sierra de Gredos, est de la Laguna Grande, 2250 m (NEU K00315), $n = 12$.

- E., Ma., Sierra de Guadarrama, Peñalara, versant sud-est, 2100 m (NEU K00338), $n = 14$, $2n = 24$.
 E., Za., Moncayo, versant est, 2050 m (NEU K00337), $n = 12$, $2n = 24$.
 E., So., Sierra de Urbion, versant sud-est, 2100 m (NEU K00335), $n = 12$.
 E., León, Lago da la Baña, versant sud-ouest du Picón, 1850 m (NEU K00334), $n = 12$.
 E., León, sommet du Cueto de Arbas, 2000 m (NEU K00342), $2n = 24$.
 E., León, Mampodre, au-dessus de Maraña, 1500 m (NEU K00351), $2n = 24$.
 E., León, Mampodre, 1700 m (NEU K00336), $2n = 24$.
 E., Sa., Picos de Europa, Fuente Dé, 1250 m, $2n = 24$.
 E., Sa., Peña Vieja, versant nord, 2100 m (NEU K00316), $2n = 24$.
 E., Sa., Picos de Europa, Collado de la Canalone, 2450 m (NEU K00317), $2n = 24$.
 E., Sa., Picos de Europa, Peña Vieja, versant nord, 2500 m (NEU K00339), $2n = 24$.
 E., Pa., col entre Curavacas et El Hospital, 2140 m (NEU K00346), $2n = 24$.
 E., Pa., Sierra del Brezo, Peña Redonda, versant nord, 1900 m (NEU K00345), $2n = 24$.
 E., Sa., Sierra de Cordel, versant sud, 1900 m (NEU K00343), $2n = 24$.
 E., León, N de la Peña Ubiña, versant sud de la Peña del Ranchon, 1700 m (NEU K00341), $n = 24$, $2n = 48$.
 E., León, Peña Ubiña, versant nord-ouest, 1950 m (NEU K00327), $n = 24$.
 E., Sa., Picos de Europa, Aliva, 1700 m (NEU K00318), $2n = 48$.
 E., Sa., Picos de Europa, Aliva, entre la Fuente de Resalao et le Chalet Real, 1740 m (NEU K00349), $2n = 48$.
 E., Sa., Picos de Europa, sud de la Peña Vieja, Aguja, 1800 m (NEU K00348), $n = 24$.
 E., Sa., Picos de Europa, Peña Vieja, Canal de Vidrio, 1950 m (NEU K00316), $2n = 48$.
 E., Sa., entre le Puerto de San Gloriet et le Portillo de las Yeguas, 1850 m (NEU K00340), $2n = 48$.
 E., Pa., Sierra del Brezo, Peña Redonda, S du Corrales de la Espiña, 1450 m (NEU K00344), $2n = 48$.
 E., Hu., W de Torta, versant est du Litro, 1550 m (NEU K00350), $n = 108$.
 E., Hu., NW des Bordas de Castanesa, 1950 m (NEU K00331), $n = c. 120$, $2n = 240$.
 F., H.-P., Pic du Midi, de Bigorre versant sud, 2500 m (NEU K00333), $n = c. 96$.
 F., P.-O., Cambredase, 2450 m (NEU K00323), $n = 84$.
 F., P.-O., Vallée d'Eyne, 2400 m (J. bot. Rouen, NEU K00332), $n = 84$.
 F., P.-O., Serra de Mauray, 2300 m (NEU K00325), $n = 84$.
 F., Cantal, entre le Col de la Tombe du Père et le Plomb, 1750 m (NEU K00324), $2n = c. 192$.

Silene graefferi Guss., Ind. Sem. Boccad. 1825 & 1826.

- I., Macerata, Monti Sibillini, M. Porche, versant ouest, 1600 m (71-1548), $2n = 48$.
 I., L'Aquila, Gran Sasso, Campo Imperatore, 2350 m (leg. E. Senaud, 72-163), $2n = 48$.
 I., Chieti, Maiella, sud de la Maielletta, 2100 m (71-1507), $2n = 48$.

Silene legionensis Lag., Gen. Sp. Nov.: 14. 1816.

- E., Gr., Sierra de la Sagra, versant nord, 1550 m (NEU K00360), $2n = 24$.
 E., Jaén, entre les Sierras del Pozo et de Segura, près la source de l'Arroyo de Valdecázores, 1550 m (NEU K00359), $n = 12$, $2n = 24$.
 E., Te., Sierra de Gudar, au-dessus de Valdelinares, 1750 m (72-1408), $2n = 24$.
 E., Pa., N de Cervera de Pisuerga, 1050 m (NEU K00361), $n = 12$, $2n = 24$.
 E., Pa., Sierra del Brezo, Peña Redonda, versant nord, 1650 m (NEU K00357), $2n = 24$.
 E., León, NW de Riano 1040 m (NEU K00362), $2n = 24$.
 E., León, Peña Ubiña, W de Torrealbarrio, 1450 m (NEU K00356), $2n = 48$.
 E., León N de la Sierra de Cabrera, Alto del Carbajal, 1350 m (NEU K00355), $2n = 48 + 1 A$.
 E., León, Sierra de Cabrera, La Baña, crête entre l'Arroyo del Cebas et l'Arroyo del Lago, 1480 m (NEU K00358), $2n = 48$.

La section *Fruticulosae* (Rohrb.) Chowdhuri du genre *Silene* comprend treize espèces dont quatre seulement sont européennes. Le centre principal de différenciation de la section se situe en Afrique; cinq espèces occupent la partie australe

du continent africain et quatre le nord. Parmi ces dernières, citons les *S. atlantica* Cosson et *S. chouletii* Cosson du Maghreb. Les quatre représentants européens des *Fruticulosae* ont été appréciés différemment par les auteurs. Si le statut spécifique du *S. legionensis*, endémique ibérique, n'est pas discuté, la taxonomie infraspécifique du *S. ciliata*, dont il sera question ci-dessous, est plus controversée. Quant au *S. borderi* Jordan, il est aujourd'hui bien établi que ce taxon est un des endémiques les plus remarquables de la flore pyrénéenne qui n'a pas de parenté réelle avec le *S. elegans* Link ex Brot. de la Serra da Estrêla (Portugal) avec lequel il a parfois été confondu.

En 1933 déjà, Blackburn montra tout l'intérêt qu'offrait le groupe du *S. ciliata* au point de vue cytologique. Son étude très soignée révéla l'extrême diversité des cariotypes chez ce taxon ainsi que chez la sippe italienne voisine (*S. graefferi*). Dans les populations d'origine pyrénéenne et cantabrique, l'auteur anglaise décèle les nombres $2n = 24, 36, 48$ et 192 .¹ Sur des plantes italiennes, Blackburn a trouvé deux valences différentes, à savoir $2n = 24$ et $2n = 48$. Favarger (1946) dans le cadre de ses "recherches caryologiques sur la sous-famille des Silénoidées" entreprit l'étude du matériel cultivé au Muséum de Paris et a trouvé le même degré de polyploidie ($16x$) que dans les plantes pyrénéennes étudiées par Blackburn. Dans le matériel du Muséum, Favarger a encore observé les nombres $n = 60, 72$ et 84 qui résultent selon lui d'hybridations entre individus à $2n = 48$ et à $2n = 192$ chromosomes, suivies de rétrocroisements. Comme le matériel utilisé par les deux auteurs précités provenait dans une large mesure de jardins botaniques,² il nous paraissait intéressant de reprendre l'étude de cette espèce en procédant à l'investigation d'un large éventail de populations d'origine bien déterminée.

La figure 22 rend compte de nos résultats. Les traits les plus frappants de la distribution des différents cytotypes est la présence exclusive de diploïdes dans le centre de l'Espagne alors que les populations des Pyrénées et de l'Auvergne se signalent toutes par leur très haute valence chromosomique. Au niveau de la chaîne cantabrique, la distribution relative des races est plus confuse et dans l'état actuel de nos recherches, il n'est guère possible d'expliquer la présence, à la Peña Ubiña, du tétraploïde entouré à l'est (Mampodre) et à l'ouest (Cueto de Arbas) par le diploïde. Au Pico de Europa où Blackburn (1933) avait déjà découvert les valences $2n = 24, 36$ et 48 , nous n'avons pas retrouvé de triploïdes. En revanche, les diploïdes et tétraploïdes sont aussi abondants l'un que l'autre. Dans le secteur de la Peña Vieja, les domaines occupés par les deux races ne paraissent pas se superposer. Le tétraploïde s'observe dans les pelouses sur des schistes ocracés ou des rochers et des éboulis calcaires entre 1400 et 2000 m environ. La zone située au-dessus de 2100 m est l'apanage de la race diploïde qui atteint le sommet de la Peña Vieja (2600 m). Une exception doit cependant être signalée. Elle concerne la population qui croissait à 1250 m au pied de la falaise calcaire dominant Fuente Dé et qui s'est révélée diploïde. A la Peña Redonda où l'on trouve également les deux races, le

¹ Chater & Walters (in Tutin & al., 1964), rapportent dans "Flora Europaea" les nombres zygotiques suivants: $2n = 24, 36, 48, 72, 84, \text{ et } 96$, c. 12%. Comme il est des plus probable que ces auteurs empruntent leur information aux travaux de Blackburn (l.c.) et de Favarger (1946), tout porte à croire qu'ils ont confondu pour les valences 72 à 96 les valences gamétiques avec les nombres zygotiques.

² Blackburn a toutefois étudié sur place plusieurs populations des Picos de Europa.

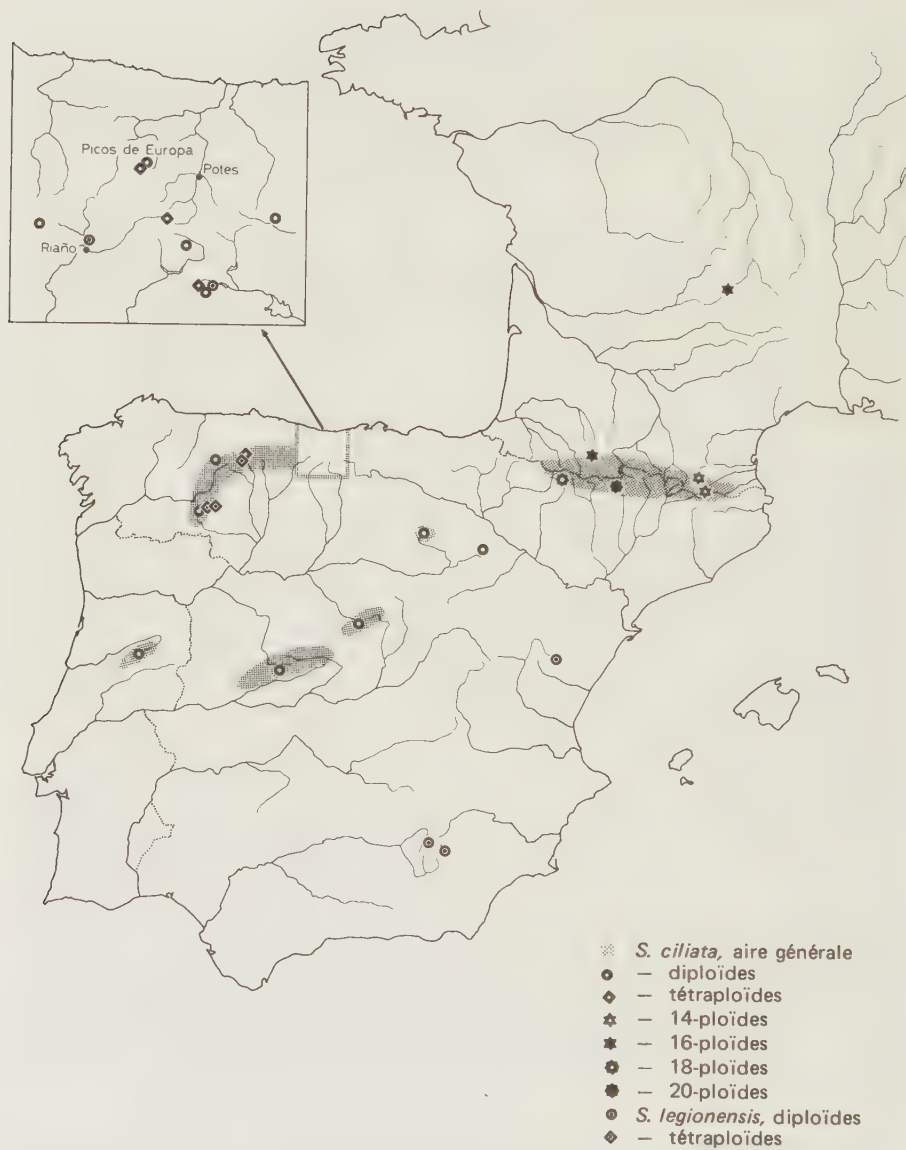


Fig. 22. — Carte de distribution de l'espèce collective *Silene ciliata* Pourret et du *S. legionensis* Lag. (l'aire générale du *S. legionensis* n'est pas figurée).

partage est plus net. Les individus¹ qui s'intégraient dans une pelouse acidophile à moyenne altitude (1450 m) étaient tétraploïdes alors que les plantes qui végétaient sur la crête calcaire (1800-1900 m) dans des pelouses écorchées se sont trouvées diploïdes.

Nos observations relatives à la méiose des tétraploïdes concordent avec celles de Blackburn (l.c.). La diacinèse laisse apparaître 0 à 5 tétravalents (fig. 24b) qui persistent pour la plupart jusqu'à la métaphase I, mais ne semblent pas avoir d'incidences défavorables sur la tétradogénèse. En revanche, les caractères cytologiques des plantes pyrénéennes sont plus variables que ne le supposait Blackburn puisque nous avons compté respectivement $2n \approx 168, 192, 216$ et 240 chromosomes. En raison de la valence très élevée et de quelques irrégularités méiotiques, une détermination précise est difficile, sinon impossible. Le nombre le moins élevé, $n = 84$, qui correspond à un caryotype 14-ploïde, a été observé sur trois populations des Pyrénées-Orientales (Cambredase, Vallée d'Eyne, Serra de Maury). Dans ces trois matériels, la numération, réalisée à l'anaphase I, est assez précise. La plupart des images présentent une division presque simultanée de tous les chromosomes; les "trainards" sont rares et la séparation régulière ou légèrement asymétrique. La figure 24a montre une anaphase dans un échantillon du Cambredase où l'on compte respectivement $n = 80 +$ un fragment et $n = 84 + 2$ fragments à chacun des pôles. Sur la meilleure métaphase I des plantes du Pic du Midi, nous avons compté $94 II + 1 I$; toutes les autres images étaient très proches de $n = 96$. Ce matériel est donc 16-ploïde comme les plantes pyrénéennes étudiées par Blackburn. C'est aussi de cette valence que se rapprochent les nombres chromosomiques que nous avons obtenus sur des plantes du Cantal. Les métaphases de méristèmes radiculaires traités à l'œmn. offraient en général un peu moins de 192 chromosomes (180 à 186), mais nous croyons pouvoir conclure que ce matériel est 16-ploïde. En cela nous rejoignons Favarger (1946) qui a compté $n = 96$ sur des plantes en culture au Muséum, originaires de l'Auvergne. Dans le matériel de Torla, le nombre chromosomique est encore plus élevé. Les meilleures métaphases I permettent d'observer $n = 108$, nombre vérifié sur des mitoses de méristèmes radiculaires ($2n = 216$). Nos résultats sont dans l'ensemble légèrement inférieurs, mais sont tous plus proches de la valence 18-ploïde que du nombre 16-ploïde. Quant au matériel de Castanesa qui nous avait frappé sur le terrain par sa robustesse, il se signale par la plus haute valence décelée à ce jour dans le genre *Silene*, à savoir $2n = 240$ (20x). La meilleure métaphase I présentait $6 I + 108 II + 2 III + 2 IV + 1 VI + 3 B$ (fig. 23a) ce qui correspond à un nombre zygotique de $2n = 242 + 3$ chromosomes *B*. Le déroulement de la méiose ne paraît pas troublé par les quelques univalents et multivalents, par ailleurs peu nombreux en regard du nombre élevé des chromosomes. Le pollen de toutes les populations est remarquablement régulier, même dans les hauts polyploïdes où tous les grains sont bien sphériques et pourvus de cytoplasmes. Les dimensions suivantes ont été mesurées (moyenne de 3 populations; 50 mesures par population):

¹ Les comptages sont relativement aisés dans le genre *Silene* au moins lorsqu'il s'agit de vérifier le degré de polyploidie de plantes diploïdes ou tétraploïdes et qu'une approximation à un ou deux chromosomes près est suffisante. Pour étudier une population, afin d'économiser le matériel, nous fixions 5 à 20 individus dans le même tube en prélevant chaque fois un seul ovaire. Ces études n'ont pas apporté de résultats positifs puisque toutes les populations furent trouvées homogènes.



Fig. 23. — a, *Silene ciliata*, métaphase I, 6 I + 108 II + 2 III + 2 IV + 1 VI + 3 B (Bordas de Castanesa, K00331). b, *Silene ciliata*, métaphase I, 12 II (Moncayo, K00337).

$$\begin{aligned} 2x: \bar{x} \text{ (moyenne)} &= 40.0 \pm 3.8 \text{ (écart type)} \\ 4x: \bar{x} \text{ (moyenne)} &= 48.0 \pm 7.2 \\ 16x, 24x: \bar{x} \text{ (moyenne)} &= 56.4 \pm 9.2 \end{aligned}$$

Parallèlement à l'augmentation de la valence chromosomique, on note une diminution de la grandeur des chromosomes qui n'est toutefois pas proportionnelle au degré de polyploïdie. Chez les hauts polyploïdes, la longueur des chromosomes sur les métaphases de méristème radiculaire est environ deux fois plus petite que chez le diploïde. Les différences paraissent d'ailleurs plus marquées sur les mitoses somatiques que lors des figures méiotiques (fig. 23).

Le comportement cytologique des deux taxons voisins, les *S. graefferi* et *S. legionensis*, même s'il est moins désordonné, présente quelques similitudes avec celui du *S. ciliata*. Chez le premier, Blackburn (l.c.) a décelé deux races chromosomiques (2x et 4x) et a observé lors de la méiose du polyploïde environ quatre tétravalents. Dans notre matériel des Abruzzes, nous n'avons retrouvé que la valence tétraploïde à l'instar de Pedrotti & Cortini Pedrotti (1971) qui ont étudié des plantes de la province de Macerata (l., Quarto di S. Lorenzo, 1350). Quant au *S. legionensis*, il possède lui aussi deux cytotypes. La race diploïde, la plus répandue, a été trouvée non seulement sur les sierras de l'Espagne orientale, mais aussi dans la chaîne cantabrique (fig. 22). Son taxon de substitution tétraploïde semble confiné à l'extrémité nord-occidentale de l'aire (Peña Ubiña, Sierra de Cabrera). La dernière espèce européenne appartenant aux *Fruticulosae* est diploïde. Il s'agit du *S. borderi*, endémique rupicole des Pyrénées centrales (versant aragonais principalement), qui ne présente pas d'affinités étroites avec les trois espèces précitées.

Avant de chercher à établir une corrélation entre les données cytologiques et la morphologie des divers cytotypes définis chez le *S. ciliata* s.str., il convient d'envisager la question des liens taxonomiques entre les populations ibéro-pyrénéo-cantabriques (*S. ciliata* s.str.) et italo-balkanique (*S. graefferi*). Dans son travail, Blackburn (1933) indique que le taxon oriental se distingue aisément des populations occidentales, mais s'appuyant sur le fait que les deux taxons peuvent s'hybrider, alors que dans le genre *Silene* les hybrides interspécifiques sont rares, elle propose pour les deux sippes un statut de sous-espèce. Chater & Walters (in Tutin & al., 1964) qui reprennent une combinaison de Fiori (1924) ne traitent le taxon italo-balkanique que comme une variété du *S. ciliata*. Enfin Hayek (1924) va plus loin encore puisqu'il met en synonymie les *S. graefferi* et *S. ciliata*. Notre position est plus proche de celle de Blackburn. Toutefois les différences que nous avons notées sur des plantes suivies en culture pendant trois années consécutives nous paraissent suffisamment prononcées pour justifier un statut spécifique pour le *S. graefferi*. Le caractère le plus tranché a échappé à l'observation jusqu'ici sans doute parce qu'il concerne l'appareil souterrain. Seul Fiori était déjà attentif à ce critère puisqu'il opposait à "radice sottile, subrepente" relatif au *S. graefferi* "radice grossa, cespugliosa" se rapportant au *S. ciliata*. D'après nos observations, le *S. graefferi* se signale avant tout par la production abondante de drageons en toute saison. Le bourgeonnement des axes n'intéresse d'ailleurs pas seulement les racines, qui restent grêles, mais aussi les tiges jusqu'en-dessous des rosettes de feuilles. De ce fait, la multiplication végétative est particulièrement active. En revanche, chez le *S. ciliata* la souche est très robuste et produit un pivot central épais, atteignant 1 à 2 cm (jusqu'à 4 cm) de diamètre. De plus, aucun bourgeon ne naît sur les racines alors que les tiges n'en forment qu'au printemps. Les nouveaux axes sont alors dressés et restent courts.



Fig. 24. — a, *Silene ciliata*, anaphase I (Cambredase, K00323). b, *Silene ciliata*, diacinèse (Peña Ubiña, K00341). c, *Arenaria grandiflora*, métaphase I (Peñarroya, K00129). d, *Arenaria grandiflora*, diacinèse (Puig d'Escoutou, K00130). e, *Minuartia sedoides*, métaphase I (Belvédère du Viso, K00238). f, *Minuartia sedoides*, métaphase I (Vallée de Planès, K00229).

En herbier, cette différence peut se vérifier même sur des exsiccata incomplets. En effet, lorsqu'on arrache une hampe florale, un fragment de quelques centimètres de longueur de l'axe souterrain reste attaché à la rosette de feuilles. Cette partie porte chez le *S. graefferi* des bourgeons écailleux plus ou moins longs. En revanche, le *S. ciliata* n'offre que quelques protubérances non écailleuses qui représentent peut-être des bourgeons dormants capables d'entrer en croissance au début seulement de la période de végétation. De ce fait, le *S. ciliata* se reconnaît à l'aspect densément cespiteux de la souche qui est le plus souvent lâche, diffuse chez le *S. graefferi*. Le caractère qui est en revanche le plus souvent invoqué pour séparer les deux taxons concerne la dimension des feuilles. Le *S. graefferi* se signale en effet par ses feuilles plus larges [(20-)30 à 70 x (4-)5 à 12(-15) mm] que celles de toutes les formes du *S. ciliata* [(6-)10 à 30(-60) x (0.8-)1 à 4(-5) mm]. Dans cette dernière espèce, les échantillons les plus robustes (ceux de Castanesa) offrent des feuilles de 40 à 60 mm de longueur sur 3 à 5 mm de largeur. Quant aux autres caractères distinctifs, ils sont plus discrets. La pubescence des limbes foliaires est variable, mais elle est en général plus prononcée chez le *S. graefferi*. Cependant, il peut apparaître sporadiquement dans une population à feuilles glabrescentes du *S. ciliata* des individus hirsutes (par exemple au Litro près de Torla). Enfin, les hampes florales du *S. graefferi* paraissent en moyenne un peu plus noueuses [(1-)2 à 4 nœuds] que chez le *S. ciliata* [1 à 2(-3) nœuds].

Au sein du *S. ciliata*, il est très difficile de chercher à tirer parti des caractères cytologiques pour éclairer la taxonomie infraspécifique. Le même éventail de phénotypes existe à chaque niveau de polyploïdie. A l'intérieur de la sippe diploïde, on peut distinguer néanmoins deux formes distinctes. Les plantes du centre et du nord-ouest de l'Espagne, silicicoles, qui répondent à la définition du var. *arvatica* (Lag.) Pau [= *S. ciliata* Pourret subsp. *arvatica* (Lag.) Rivas Goday ex Rivas Martinez], possèdent des feuilles étroites et des hampes courtes, pauciflores. A ce taxon, nous rapportons aussi les plantes de la Serra da Estrêla connues sous le nom de *S. elegans* Link ex Brot. mais différant à peine des plantes du centre de l'Espagne. Leur optimum se situe entre 1800 et 2400 m sur les crêtes ou les versants peu inclinés où végètent les *Minuartia recurva* subsp. *juressi*, *Jasione humilis*, *Jurinea humilis* et *Hieracium myriadenum*. Les populations calcicoles de la chaîne cantabrique se distinguent du var. *arvatica* par leurs feuilles plus courtes, plus larges et par leurs inflorescences uni- à pauciflores. A la Peña Vieja, les compagnes du *S. ciliata* étaient les *Carex sempervirens*, *Paronychia kapela* subsp. *serpyllifolia*, *Potentilla nivalis* et *Androsace villosa*. Les types extrêmes sont, pour le var. *arvatica*, les plantes du Moncayo et des Sierras de Gredos et de Guadarrama à feuilles linéaires (14 à 20 x 0.8 à 1.8 mm) et, pour la sippe calcicole, les populations de la Peña Vieja à feuilles spatulées (5 à 8 x 1.8 à 3 mm). En dépit du fait que les caractères sont constants en culture, nous hésitons à procéder à une nouvelle coupe taxonomique, car les termes de passage sont très fréquents.

Bien qu'il soit moins répandu, le tétraploïde n'échappe pas à la variabilité des deux autres cytotypes. En général, il offre des feuilles un peu plus longues et dans les Picos de Europa la valence chromosomique peut à la rigueur être pressentie sur le seul aspect morphologique, mais il existe des cas ambigus. En revanche, le tétraploïde est indiscernable des individus diploïdes les plus robustes, tels ceux de Curavacas et de la Sierra de Cordel. Son amplitude écologique assez grande lui permet de croître aussi bien dans des pelouses acidophiles avec *Nardus stricta* et *Festuca rubra* que sur des rochers calcaires. Les hauts polyploïdes ne diffèrent pas

sensiblement des plantes cantabriques ou centro-ibériques. Il existe toutes les formes de transition entre les plantes très cespiteuses à hampes courtes, à petites feuilles, et les formes robustes à feuilles oblongues et à port lâche. Les premières sont en général des plantes de stations exposées au vent, à l'étage alpin, et s'intègrent à des formations acidophiles plus ou moins ouvertes. L'association dont elles sont le plus fréquemment l'hôte (et l'une des caractéristiques, Braun-Blanquet, 1948) est la pelouse à *Festuca supina* et à *Hieracium pumilum*. Les plantes de Castanesa, dont l'habitus plus vigoureux correspond au second type, croissaient dans des pelouses méso-xérophiles à *Festuca paniculata* var. *fallax*.

En définitive, le gradient morphologique continu, allié à la souplesse écologique du *S. ciliata*, ne se prête guère à une division taxonomique. Aucun des taxons décrits antérieurement [var. *arvatica* (Lag.) Pau, var. *angustifolia* Willk., var. *geniculata* (Pourret) DC., etc.] ne coïncide parfaitement avec l'une ou l'autre des races chromosomiques. La seule différence significative réside dans la dimension du pollen, mais elle demande encore confirmation. Quoi qu'il en soit, on ne saurait définir des taxons d'un rang supérieur à la variété sur un critère aussi discret.

Un dernier fait ressortant des données cytologiques mérite d'être mis en relief, à savoir l'existence de trois taxons polyploïdes affines dans un genre réputé pour la constance de ses caractères cytologiques. Ainsi trois espèces sur les quatre que comptent la section *Fruticulosae* en Europe ont engendré des sippes polyploïdes. Ce phénomène est à mettre en parallèle avec nos observations sur les *Silènes* de la section *Auriculatae* où les trois espèces européennes ont produit des races tétraploïdes ou hexaploïde. Dans le genre *Silene*, il semble donc qu'il y ait des groupes d'espèces voisines chez lesquels la polyploïdie se réalise plus facilement que dans d'autres, ce qui incline à penser qu'elle procède suivant les mêmes voies dans chaque unité d'un même groupe. Sous un autre angle, l'origine par autopolyploïdie des *Silene* polyploïdes, dont il est question ici, est hautement probable. En effet, les sippes polyploïdes sont le plus souvent indiscernables des races diploïdes correspondantes. Seuls des caractères cryptiques ou difficiles à appréhender (dimension des microspores, vigueur des plantes, etc.) permettent dans les meilleurs cas de distinguer les différentes races. D'autre part, l'existence de multivalents lors de la méiose des *S. graefferi* et *S. ciliata*, qui reste à démontrer chez le *S. legionensis*, parle dans le même sens. Blackburn (1933) qui a défendu avant nous une telle hypothèse, imagine qu'il y avait peut-être une relation entre la polyploïdie et la présence constatée par elle de cellules polyploïdes dans les racines, conjuguée avec la production de drageons. Il suffirait en effet qu'un bourgeon se forme aux dépens d'un secteur polyploïde d'une racine pour qu'il y ait émission de rejets stériles puis d'individus polyploïdes. Toutefois, si les *S. graefferi*, *S. vallesia* et *S. boryi* produisent bien des stolons hypogés, le drageonnement est nul chez le *S. ciliata* qui pourtant offre le plus large éventail de caryotypes. Plusieurs autres arguments s'opposent encore à cette manière de voir. Ainsi, en invoquant un tel processus, on ne peut expliquer que l'origine des plantes dont le degré de polyploïdie est égal à une puissance de 2 (valence zygotique égale à 2^n). Il conviendrait alors d'imaginer un processus différent pour les races hexaploïdes (*S. boryi*), 14-, 18-, et 20-ploïdes (*S. ciliata*). Enfin, si la formation des races polyploïdes était liée à des phénomènes d'endopolyploïdie, il n'y aurait aucune raison de penser que le phénomène ne se produit plus aujourd'hui. Or, toutes les populations que nous avons étudiées sont homogènes. Les aires occupées par les différents cytotypes sont certainement contiguës dans certaines régions (Picos de Europa, Peña Redonda, Peña Prieta), mais elles ne se

superposent pas. Le deuxième phénomène susceptible d'avoir une relation avec la polyploïdie est la pluralité des archéspores que Favarger (1946) a mise en évidence chez le *S. ciliata* où il observe dans un même ovule jusqu'à 8 archéspores côte à côte qui toutes subissent la méiose; 2 à 3 mégaspoires évoluent même jusqu'à la formation des sacs embryonnaires. Ne pourrait-il pas y avoir, dans certaines conditions, fusion de plusieurs archéspores? Ce phénomène, dont nous ne voyons pas la causalité, devrait se produire encore aujourd'hui. Ainsi le dernier argument qui nous a servi à réfuter la première hypothèse est donc encore valable ici.

En conclusion, si l'origine de la polyploïdie des Silènes de la section *Fruticosae* nous paraît encore obscure et sans doute indépendante de phénomènes cytologiques, telles l'endopolyploïdie et la pluralité des archéspores, il nous paraît acquis que les *S. graefferi* et *S. ciliata* constituent deux espèces vicariantes dont les sippes diploïdes forment un couple de taxons schizoendémiques. De plus, chez les deux espèces occidentales (*S. legionensis* et *S. ciliata*) les populations polyploïdes occupent la partie septentrionale de l'aire.

Arenaria grandiflora L., Syst. Nat. ed. 10, 2: 1034. 1759.

Orophyte ouest-méditerranéen, l'*A. grandiflora* offre une aire très disjointe en dehors de son aire principale ibérique (fig. 25). Dans la partie française de son aire, s'il est encore fréquent dans l'ensemble de la chaîne pyrénéenne, il est très disséminé dans les autres régions: Corbières, Alpes, Ain. La forêt de Fontainebleau, où il croît sur des rochers gréseux, constitue sa station la plus septentrionale. Manquant sur tout le versant nord et dans le centre des Alpes, il se retrouve en quelques rares localités des Alpes austro-orientales et touche le sud de la Moravie. Dans les Balkans il n'est signalé qu'en Croatie. En revanche, il pénètre profondément en Italie, dans les Apennins centraux et la Sicile. Dans le Jura, l'*A. grandiflora* n'est indiqué avec certitude qu'aux Chasseron, Suchet et Aiguilles de Baulmes. Selon Favarger (communication orale), il est cité à tort à la Dôle (Friedrich in Hegi, 1962; Hess & al., 1967) où il a été confondu sans doute avec le *Minuartia capillacea*. En fait, ni Godet (1853), ni Grenier (1865) ne l'y indiquent. Aubert (1901), d'autre part, dans son étude sur la flore de la Vallée de Joux, qui intéresse aussi la Dôle, ne le signale pas. En 1932, il fera même figurer l'*A. grandiflora* dans la liste des espèces introduites dans sa dition. Enfin, la présence au Portugal de la Sabline à grandes fleurs est contestée par Laínz (1967) bien qu'elle soit signalée dans des régions très proches (provinces de Lugo, de Avila).

Espèce des stations ensoleillées, trahissant par là son caractère méditerranéomontagnard, l'*A. grandiflora* entre dans la composition floristique d'un grand nombre de groupements ouverts: sur des crêtes ventées, des pelouses rocailleuses, Friedrich (l.c.) définit ses exigences édaphiques par "nur auf Kalk". Si cette affirmation s'applique bien aux stations alpiennes, jurassiennes et centro-pyrénéennes, elle ne constitue pas une règle absolue; dans les Pyrénées orientales, la Sierra de Gredos et la Sierra Nevada, l'*A. grandiflora* paraît indifférent à la nature du substrat.

Dans les Pyrénées, la Sabline à grandes fleurs croît entre 500 et 3000 m (Gausсен, 1969). Dans la partie centrale de la chaîne, les conditions optimales à son développement sont réalisées aux étages montagnard et subalpin sur les rochers calcaires exposés au sud (cf. population 1: Aubisque, p. 134) ou dans les pelouses xérophiles (population 2, Héas, p. 134). Dans les Pyrénées orientales, le centre de gravité de sa



Fig. 25. — Distribution de l'espèce collective *Arenaria grandiflora* L.

dispersion altitudinale se déplace vers le haut et elle colonise divers groupements alpins. Fait remarquable à noter, cette translation des conditions favorables vers les étages supérieurs coïncide avec une plus grande tolérance vis-à-vis de la nature du substrat. L'*A. grandiflora* se trouve en effet avec égale constance dans les pelouses oro-basophiles à *Sesleria coerulea* (ordre des Seslerietalia coeruleae, population 3, Puig d'Escoutou, p. 134) et dans les groupements acidophiles apparentés au *Curvuletum* (population 4, Font Nègre, p. 134) voire dans les éboulis de schistes métamorphiques à *Iberis spathulata*.

Dans le centre de son aire (Espagne occidentale), l'*A. grandiflora* entre dans la composition floristique d'un grand nombre de groupements rupicoles, pionniers, de pelouses rocailleuses à *Festuca scoparia* (populations 5, Valdelinares, p. 134) ou de forêts claires de Pins sylvestres. En Sierra Nevada, sur le versant nord-ouest du Picacho de Veleta, la fréquence maximale de la Sabline est atteinte dans les groupements ouverts situés de part et d'autre de la zone mettant en contact, au-dessus de Domajo, les rochers sédimentaires (population 6, Dornajo, p. 134) et métamorphiques (population 7, au-dessus du Dornajo, p. 134) à des altitudes comprises entre (1600-)1600-2500-2800 m. Elle est particulièrement abondante sur les terrasses artificielles de reboisement. En Afrique du Nord enfin, Quézel (1957) la mentionne dans des groupements rupicoles, sciaphiles à *Saxifraga longifolia* subsp. *gausseni* et la considère dans le Djurdjura comme caractéristique de l'association à *Pimpinella tragioides* subsp. *djurdjurae* et *Senecio gallerandianus* qui occupe les calcaires culminaux de la chaîne kabyle. Tout autres étaient les facteurs écologiques régissant le groupement à *Valeriana tripteris* de la Sierra de Gredos (population 8, p. 134). En effet les quelques individus de l'*A. grandiflora* que nous avons observés à proximité de la Laguna Grande croissaient dans une petite gorge aux abords immédiats d'une cascade dispensant une fraîcheur favorable aux espèces hygrophiles, telles les *Epilobium anagallidifolium* et *Sagina saginoides*. Dans la même chaîne, Rivas Martínez (1963) l'indique aussi comme caractéristique d'une association xérophile à *Santolina oblongifolia*, *Rumex suffruticosus* et *Eryngium bourgatii* var. *hispanicum*.

Le nombre chromosomique de l'*A. grandiflora* a été établi par Favarger (1959) qui montra que la Sabline à grandes fleurs était tétraploïde sur la base de $x = 11$ dans deux stations, l'une jurassienne (Chasseron), l'autre pyrénéenne (au-dessus de Huesca, 1600 m). Nos premières observations réalisées sur des plantes des Pyrénées-Orientales (Puig d'Escoutou), du Ventoux et de la Sierra Nevada, localités où nous espérons découvrir la sippe diploïde, vinrent au contraire confirmer les résultats de Favarger. Nous avons alors été induit à penser que l'*A. grandiflora* était polyploïde, sinon dans l'ensemble de son aire, du moins dans la partie européenne de celle-ci. Cette hypothèse hâtive nous a incité à abandonner l'étude cytologique de ce taxon bien que nous l'ayons rencontré dans de nombreuses autres stations. Notre intérêt à son égard n'a été relancé que lorsque nous avons récolté pour la première fois une forme propre à la chaîne cantabrique et à la Vieille-Castille, le subsp. *incrassata* (Willk.) C. Vicioso, qui s'est révélé diploïde. Nous devons par la suite retrouver la sippe diploïde, sur des individus appartenant au subsp. *grandiflora*, en plusieurs localités différentes assez éloignées les unes des autres. Dans l'énumération ci-dessous, nous donnons un résumé de nos observations cytologiques et écologiques. Pour plusieurs stations les résultats cytologiques font défaut, lacune que nous espérons combler à l'avenir.

Populations étudiées

Arenaria grandiflora L. subsp. grandiflora

- | | |
|---|----|
| | n |
| 1. F., P.-A., sud-est de l'Aubisque, falaises calcaires près du col de Tortes, 1800 m, groupement affine de l'association à <i>Potentilla alchemilloides</i> et <i>Asperula hirta</i> (Chouard, 1942). Compagnes de l'A. <i>grandiflora</i> : <i>Asperula hirta</i> , <i>Erinus alpinus</i> , <i>Globularia nana</i> , <i>Helictotrichon montanum</i> , <i>Kernera</i> gr. <i>saxatilis</i> , <i>Koeleria vallesiana</i> , <i>Rhamnus pumila</i> , <i>Silene saxifraga</i> | — |
| 2. F., H.-P., Héas, versant sud du Soum de la Hourquette, calcaire, 1850 m, association à <i>Koeleria vallesiana</i> et <i>Satureja montana</i> (Chouard, 1943). Compagnes de l'A. <i>grandiflora</i> : <i>Crepis albida</i> , <i>Helianthemum montanum</i> , <i>Koeleria vallesiana</i> , <i>Satureja montana</i> , <i>Scleranthus perennis</i> , <i>Sideritis hyssopifolia</i> , <i>Thesium divaricatum</i> | 11 |
| 3. F., P.-O., versant sud-ouest du Puig d'Escoutou, calcaire, 2000 m (NEU K00130), pelouse affine du Festucetum scopariae (Braun-Blanquet, 1948). Compagnes de l'A. <i>grandiflora</i> : <i>Festuca scoparia</i> , <i>Helictotrichon montanum</i> , <i>Koeleria vallesiana</i> var. <i>intermedia</i> , <i>Minuartia verna</i> , <i>Ononis cenisia</i> , <i>Paronychia kapela</i> subsp. <i>serpyllifolia</i> , <i>Sesleria coerulea</i> , <i>Sideritis</i> af. <i>endressii</i> | 22 |
| 4. F., P.-O., Pic de Font Nègre, versant nord, granit, 2500 m (NEU K00124), Pumileto-Festucetum supinae Braun-Blanquet, l.c.). Compagnes de l'A. <i>grandiflora</i> : <i>Gentiana alpina</i> , <i>Hieracium pumilum</i> , <i>Jasione humilis</i> , <i>Minuartia recurva</i> , <i>M. sedoides</i> , <i>Phyteuma hemisphaericum</i> , <i>Silene ciliata</i> | — |
| 5. E., Te., crête entre le Peñarroya et Valdelinares, Sierra de Gudar, calcaire, 1900 m (NEU K00129), association à <i>Draba zapateri</i> et <i>Ononis cenisia</i> (Rivas Goday & Borja Carbonell, 1961). Compagnes de l'A. <i>grandiflora</i> : <i>Anthericum liliago</i> , <i>Arenaria obtusiflora</i> subsp. <i>ciliaris</i> , <i>Draba dedeana</i> subsp. <i>zapateri</i> , <i>Festuca scoparia</i> , <i>Iberis saxatilis</i> , <i>Koeleria vallesiana</i> , <i>Potentilla cinerea</i> subsp. <i>velutina</i> | 11 |
| 6. E., Gr., Sierra Nevada, Dornajo, rochers calcaires en exposition nord, 2050 m, association à <i>Teucrium rotundifolium</i> et <i>Kernera boissieri</i> (Quézel, 1953). Compagnes de l'A. <i>grandiflora</i> : <i>Draba hispanica</i> , <i>Hieracium amplexicaule</i> , <i>Potentilla caulescens</i> , <i>Kernera boissieri</i> , <i>Rhamnus pumila</i> , <i>Saxifraga erioblasta</i> , <i>Thalictrum minus</i> , <i>Teucrium rotundifolium</i> | — |
| 7. E., Gr., Sierra Nevada, au-dessus du Dornajo, schistes métamorphiques 2150 m (NEU K00138), association à <i>Genista lobelii</i> var. <i>baetica</i> et <i>Juniperus nana</i> (Quézel, l.c.). Compagnes de l'A. <i>grandiflora</i> : <i>Avenochloa levis</i> , <i>Arenaria armerina</i> , <i>Deschampsia flexuosa</i> , <i>Genista lobelii</i> var. <i>baetica</i> , <i>Crocus nevadensis</i> , <i>Juniperus nana</i> , <i>Jurinea humilis</i> , <i>Thlaspi nevadense</i> , <i>Poa ligulata</i> | 22 |
| 8. E., Av., Sierra de Gredos, nord-est de la Laguna Grande, gneiss, 1960 m, Valerianetum tripteridis (Rivas Martínez, 1963). Compagnes de l'A. <i>grandiflora</i> : <i>Asplenium septentrionale</i> , <i>Cryptogramma crispa</i> , <i>Epilobium anagallidifolium</i> , <i>Jasione humilis</i> , <i>Saxifraga pentadactylis</i> subsp. <i>willkommiana</i> , <i>Saxifraga stellaris</i> , <i>Valeriana tripteris</i> | — |
| 9. E., Jaén, Cabañas, 2000 m, calcaire (leg. A.-M. Cauwet) | 11 |
| 10. E., Te., versant sud-ouest du Javalambre, calcaire, 1900 m (NEU K00128) | 11 |
| 11. E., Te., rochers calcaires au-dessus de Mosqueruela, Sierra de Gudar, 1700 m (leg. A.-M. Cauwet) | 11 |
| 12. E., León, Mampodre, Pico del Mediodia, versant nord-est, calcaire, 1900 m (70-16) | 11 |

	<i>n</i>
13. E., León, Ubiña, crête sud, calcaire, 2000 m (70-14)	11
14. E., Hu., alluvions du Río Ossia, sur Araguès del Puerto, calcaire, 1000 m (leg. C. Favarger, NEU K00137)	11
15. F., B.-P., Turon d'Aurey, calcaire dolomitique (J. bot. Toulouse, 60-496)	11
16. Frontière italo-française, Alpes austro-occidentales, Col de Tende, 1900 m (leg. E. Senaud, 73-751)	11
17. I., Palermo, Madonie, Quacella (J. bot. Palermo, 72-939)	22
18. I., Palermo, Madonie (J. bot. Palermo, 71-1970)	22
19. F., Va., Ventoux, calcaire, 1900 m (NEU K00123), rocaïlles culminales à <i>Silene vallesia</i> subsp. <i>graminea</i> , <i>Iberis saxatilis</i> , <i>Helictotrichon setaceum</i>	22
20. A., Steiermark-Nieder Österreich, Raxalpe, 1700-2000 m (J. bot. Wien)	22

Arenaria grandiflora L. subsp. **incrassata** (Willk.) C. Vicioso

21. E., León, San Emiliano, est de Torrebarrio, 1300 m (NEU K00127). Rochers calcaires colonisés par <i>Draba dedeana</i> subsp. <i>dedeana</i> , <i>Erinus alpinus</i> , <i>Festuca burnatii</i> , <i>Matthiola perennis</i> , <i>Paronychia kapela</i> subsp. <i>serpyllifolia</i> , <i>Saxifraga canaliculata</i> , <i>Oreochloa seslerioides</i> subsp. <i>confusa</i>	11
--	----

Les observations cytologiques ont été réalisées dans la plupart des cas sur des mitoses de l'ovaire, matériel peu favorable pour définir avec précision le caryotype, les centromères étant peu visibles. Cependant, sur les plantes du Turon d'Aurey pour lesquelles nous avons étudié les mitoses du méristème radiculaire, nous avons remarqué une paire de chromosomes à constriction subterminale portant un satellite sur le bras court. La microsporogenèse de la sippe diploïde est très régulière (fig. 24c). Chez le tétraploïde, aucun multivalent ne trouble le déroulement de la méiose qui offre invariablement 22 bivalents (fig. 24d); le pollen est normal.

Le partage des races diploïde et tétraploïde ne se présente pas d'une manière très franche, la distribution des deux cytotypes affectant à première vue une disposition en mosaïque (fig. 25). Ce fait est sans doute dû aux données trop fragmentaires; néanmoins, nous pensons qu'elles peuvent être extrapolées dans le sens suivant. La sippe diploïde occupe deux aires séparées dont la principale est espagnole-orientale, cantabrique et pyrénéenne-occidentale. Elle se retrouve dans les Alpes ligures (Tende) et se prolonge peut-être dans les Apennins centraux. Le tétraploïde cerne le diploïde de toutes parts. Il se rencontre selon toute vraisemblance dans la plus grande partie des stations françaises, hormis les Pyrénées occidentales, et réapparaît dans le Jura suisse, les Alpes orientales, la Sicile et la Sierra Nevada. Dans les Pyrénées, la sippe tétraploïde colonise un territoire sans doute continu, de la région située au nord d'Huesca jusqu'au massif du Madrès. Dans la partie orientale de la chaîne, nous n'avons étudié qu'une seule population (Puig d'Escoutou) où l'*A. grandiflora* est tétraploïde. Ce résultat est cependant insuffisant pour nous permettre d'affirmer que la sippe diploïde manque à cette région. L'exemple du *Bupleurum ranunculoides* montre en effet qu'une espèce polyploïde dans presque toutes ses stations de la rive gauche de la Têt peut être diploïde sur la chaîne

frontière (rive droite). Les résultats obtenus dans d'autres groupes d'espèces nous inclinent même à penser que le diploïde de l'*A. grandiflora* doit exister dans les Pyrénées orientales, car toutes les espèces pyrénéo-alpiennes offrant deux races chromosomiques dans les Pyrénées et qui sont diploïdes dans les Alpes austro-occidentales (cas de l'*A. grandiflora*), le sont également dans les Pyrénées orientales.

La remarquable souplesse écologique de l'*A. grandiflora* nous a incité à comparer les distributions respectives des deux races chromosomiques et la variation de leurs exigences édaphiques. Force nous a été de constater qu'il n'existe aucune relation entre elles. Si la race diploïde n'a été observée jusqu'ici que sur roche-mère calcaire dans des groupements relativement thermophiles, le tétraploïde en revanche s'est montré indifférent à la nature du substrat, croissant aussi bien sur les calcaires que sur les granites ou les schistes métamorphiques, dans des stations xériques ou fraîches.

Indépendamment de sa variation cytologique, l'*A. grandiflora* manifeste une très grande variabilité morphologique traduite par les nombreuses sippes de rangs variés qui lui sont subordonnées. Ces taxons, dont le statut a été diversement apprécié, n'ont pas de valeur phytogéographique tant leurs distributions sont enchevêtrées. Nous en donnerons deux exemples. Le f. *triflora* (L.) Maire & Weiller, traité par certains auteurs comme variété [var. *triflora* (L.) Ser.], est signalé dans des régions aussi disparates que les Alpes, le Jura, la forêt de Fontainebleau, les Pyrénées et l'Afrique du Nord. Le f. *abietina* (Presl.) Ascherson & Graebner quant à lui est mentionné dans les Alpes, les Corbières et l'Afrique du Nord. Ces différentes formes entrent selon toute probabilité dans le gradient morphologique de l'*A. grandiflora* typique et ne correspondent pas à une modification profonde du génotype. La même remarque s'applique aussi à l'*A. galloprovincialis* décrit récemment par Pawlowski (1964) sur des plantes récoltées à la Sainte-Baume (F., Var) qui ne diffèrent pas notablement de l'*A. grandiflora*. Le critère de glabréité avancé par l'auteur polonais ne justifie pas à lui seul une séparation spécifique, cela d'autant plus que dans la même chaîne des individus hirsutes ont été récoltés. Le deuxième critère, relatif à la faible dimension des fleurs, ne nous paraît guère plus convaincant, car il existe dans de nombreuses populations, à côté d'individus hermaphrodites à fleurs normales, des plantes mâles-stériles à très petites fleurs. A ces dernières observations font cependant exception les taxons portant les épithètes *incrassata*, *bolosii* et, à un moindre degré, *glabrescens*. L'*A. incrassata* a été décrit par Lange (1864) comme bonne espèce, sur la base de plantes récoltées en Vieille-Castille (Monte Tesla supra Encinillas). Des nombreux caractères invoqués par Lange pour le distinguer de l'*A. grandiflora*, nous retiendrons avant tout les feuilles elliptiques à lancéolées, à marge fortement épaissie-cartilagineuse et à limbe hispide-glanduleux sur les deux faces. Le bien-fondé de l'*A. incrassata* a été contesté par plusieurs auteurs qui l'ont subordonné à titre de sous-espèce à l'*A. grandiflora* [subsp. *incrassata* (Lange) C. Vicioso] ou même comme variété [var. *incrassata* (Lange) Cosson]. Dans la suite de la discussion nous adopterons la combinaison proposée par Vicioso.

Notre matériel récolté dans la chaîne cantabrique au voisinage de Torrebarrio (province de León) coïncide en tout point avec la description que donne Lange du subsp. *incrassata*. Les feuilles inférieures, largement lancéolées (2.2 à 3.2 mm de largeur), sont 1.8 à 2.5 fois plus longues que larges, les feuilles caulinaires étant en proportion un peu plus étroites (2 à 3 fois plus longues que larges). En coupe transversale (fig. 26b), les bourrelets marginaux apparaissent formés de cellules

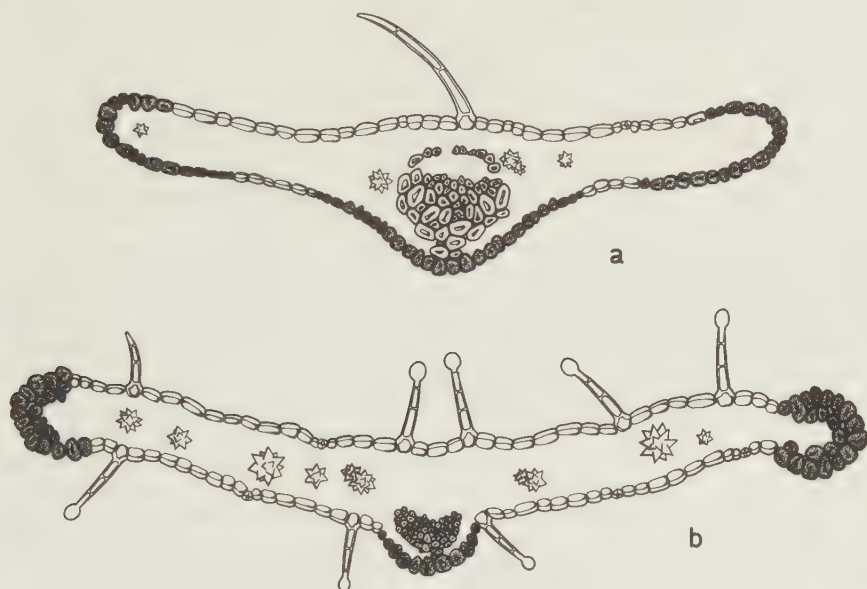


Fig. 26. — Anatomie foliaire des *Arenaria grandiflora* subsp. *grandiflora* (a) et subsp. *incrassata* (b). La vascularisation n'est pas figurée; la face adlibérienne est placée en bas.

allongées dans le sens longitudinal de la feuille et à paroi épaissie par une forte lignification. Cette différenciation cellulaire intéresse aussi bien l'épiderme que l'assise sous-épidermique. Au niveau de la nervure médiane, saillante à la face inférieure, une transformation identique (quoique moins prononcée) des cellules épidermiques est visible sur une largeur de quelque 7 à 10 cellules. Dans certains cas, la lignification des cellules sous-épidermiques entraîne la coalescence en un unique faisceau, du sclérenchyme coiffant le liber et des cellules superficielles lignifiées. La différenciation cellulaire est si prononcée que lorsque les feuilles sèchent, le cadre lignifié et la nervure principale persistent alors que le reste du limbe est détruit.

Les caractères énumérés ci-dessus, propres au subsp. *incrassata*, n'apparaissent dans aucune forme de l'*A. grandiflora*. Le type de l'espèce offre en règle générale des feuilles linéaires-triangulaires, étroites (0.7 à 2 mm de large), 4 à 8 fois plus longues que larges et à pubescence variable le plus souvent non glanduleuse. Les renforcements lignifiés sur la bordure des feuilles et sous la nervure médiane sont bien marqués, mais la différenciation cellulaire n'affecte que les cellules épidermiques. En revanche, elle atteint une plus grande extension en largeur (10 à 35 files de cellules sous la nervure principale, fig. 26a). Sur certains individus, les 3 faisceaux parallèles de cellules lignifiées vont jusqu'à fusionner en une seule plage à la face inférieure.

En 1878, Lange (in Willkomm & Lange, 1878, vol. 3: 624) devait détacher de l'*A. incrassata* le var. *glabrescens* qui se distingue du type par ses feuilles glabres sur les faces, ciliées à la base et à marge moins épaissie. Les exsiccata caractéristiques mentionnés par Lange ont été récoltés par Bourgeau, l'un dans les Asturies [rochers calcaires au-dessus de Barco de Soto près Oviedo, Asturies, 1.6.1864, *Bourgeau* 2610 (G)], l'autre aux Baléares, ce dernier ayant été distribué sous le nom de *A. bourgeana* Cosson, nom. nud. [Majorque: rochers et pierrailles au Puig de Corella, 13.5.1869, *Bourgeau* 2740 (G)]. Le premier nous paraît coïncider à quelques détails près (feuilles glabrescentes sur les faces, plus étroitement lanceolées) au subsp. *incrassata*. Les épaississements marginaux en particulier sont distinctement formés de deux couches de cellules lignifiées. Les exsiccata provenant des Baléares en revanche nous paraissent différents; leurs feuilles sont 3 à 8 fois plus longues que larges (9 à 15 x 1.5 à 2 mm), à épaississements lignifiés unistrates, celui de la nervure principale très peu marqué. Ils appartiennent sans doute à l'*A. grandiflora* typique; tout au plus en différent-ils par leurs feuilles un peu plus souples (lignification faible); à nervure médiane étroite et peu saillante. Quoi qu'il en soit, les échantillons mentionnés par Lange sont hétérogènes. Comme le premier élément cité (celui des Asturies) appartient au subsp. *incrassata*, l'épithète *glabrescens* devrait rester attachée aux seules plantes de Majorque dont le lectotype serait l'exsiccata 2740 de Bourgeau. Encore conviendrait-il de s'assurer que ce taxon est suffisamment distinct de l'*A. grandiflora* pour justifier un statut particulier. Notons encore que la combinaison *A. grandiflora* var. *glabrescens* (Willk.) Pau & Font Quer a été utilisée en particulier par Maire (1963, vol. 3: 154) en Afrique du Nord et était accompagnée de la description suivante "feuilles ± largement lancéolées, à marges moins épaisses", définition qui pourrait correspondre au taxon de Majorque.

Aux Baléares, le groupe de l'*A. grandiflora* est représenté par une deuxième sippe qui a longtemps été confondue avec le var. *glabrescens*. Ce taxon a été décrit d'une manière très précise par Cañigual (1953) à titre de variété de l'*A. grandiflora* [var. *bolosii* Cañigual. Holotype: E., Baléares, Majorque, Peñas norte de Massanella, 1.7.1951, *Cañigual* 119860 (BCC)]. Le même taxon avait été distribué au préalable par Porta & Rigo sous le nom de *A. bourgeana* Cosson, nom. nud. [Balearicum insula Majore in glareos. montosis Puig de Massanella, sol. calcar., 1100-1300 m, 23.6.1885, *Porta & Rigo* (G)] et par Ferrer sous le nom de *A. incrassata* Lange var. *glabrescens* Willk. [Altos montes de la Cordillera M. Puig de Massanella, hacio los 1000 m, en sitios glareosos, 20.6.1949, *Ferrer* 111 (G, BCC)]. Les échantillons de Ferrer conservés à Genève (G) sont d'ailleurs hétérogènes, certains individus appartenant au var. *bolosii* d'autres au var. *glabrescens*. Si l'anatomie foliaire du var. *bolosii* correspond bien à celle de l'*A. grandiflora* type, il s'en distingue par son port trapu (3 à 7 cm), par la couleur gris cendré de toutes ses parties herbacées, par ses hampes 1- à 3(-4)-flores et par ses pédoncules floraux dressés, rigides, très courts [1 à 2(-3) fois plus longs que les divisions du calice]. L'homogénéité morphologique de tous les échantillons que nous avons comparés, le fait que le var. *bolosii* et *glabrescens* se trouvent dans la même station (Puig de Massanella) sans présenter apparemment d'intermédiaires [au moins sur les exsiccata que nous avons révisés (G, BCC)], nous inclinent à penser que le var. *bolosii* est un taxon non seulement bien fondé, mais encore qu'il mérite un statut plus élevé, soit subspécifique.

Dès lors, si l'on prend en considération l'ensemble des données taxonomiques, cytologiques et chorologiques, la subdivision de l'*A. grandiflora* peut être formulée comme suit:

A. grandiflora L. subsp. **grandiflora** var. **grandiflora**

subsp. **grandiflora** var. **glabrescens** (Willk.) F. Hermann

subsp. **incrassata** (Lange) C. Vicioso

subsp. **bolosii** (Cañigual) Küpfer, comb. nova = *A. grandiflora* L. var. *bolosii* Cañigual, Collect. Bot. (Barcelona) 3: 316, fig. 3. 1953.

L'*A. grandiflora* typique, taxon le plus répandu, offre deux races chromosomiques ($2x$ et $4x$) qui, dans l'état actuel de nos recherches, ne peuvent pas être distinguées d'une manière certaine par leur morphologie. Le subsp. *incrassata*, diploïde, serait endémique du nord-ouest de l'Espagne et atteint à l'ouest la région de Lugo (Lainz, 1967). L'étude cytologique du subsp. *bolosii* reste à faire. L'aire de ce taxon est très réduite puisqu'il n'a été trouvé jusqu'ici qu'au Puig de Massanella (Majorque). Quant au var. *glabrescens*, dont la localité classique est également située à Majorque, il pourrait se retrouver en Afrique du Nord.

Minuartia sedoides (L.) Hiern, J. Bot. 37: 321. 1899

F., A.-M., Mt Mounier, crête sud-ouest, calcaire, 2600 m (NEU K00227), $2n = 26$.

F., H.-A., sud-est du Belvédère du Viso, silice, 2250 m (NEU K00238), $n = 13$.

CH., Vs., Vallée de Saas, Mattmark, (leg. M. M. Duckert, 73-869), $2n = 26$.

CH., Berne, Loetschenpass, 2600 m, (leg. C. Béguin), $2n = 26$.

CH., Grisons, Ober Landquart, Jakobshorn, 2500 m, (leg. C. Béguin, 73-862), $2n = 26$.

CH., Grisons, Albula, 2400-2500 m, (leg. H. Seitter, 72-1259), $2n = 26$.

A., Kärnten, Alpes Carniques, Polinigg, 2120 m, (leg. E. Beuret et G. Müller, 73-1103), $2n = 26$.

A., Est-Tyrol, Lienzer Dolomiten, Kerschbaumeralp, calcaire, 2250 m, (72-1689), $2n = 26$.

CH., Vaud-Fribourg, Vanil Noir, versant nord, calcaire, 2380 m (leg. D. Strub, NEU K00549), $2n = 52$.

CH., Berne, Gantrisch, Combe de Nünenen, calcaire, 1850 m (leg. E. Beuret, NEU K00237; NEU K00233), $2n = 52$.

A., Hohe Tauern, au-dessus d'Heiligenblut (leg. E. Beuret et G. Müller, 73-1108), $2n = 52$.

A., Styrie, Raxalpe, $2n = 52$.

A., Nieder-Österreich, Schneeberg, 1850 m (leg. E. Beuret et G. Müller, 73-1102), $2n = 52$.

A., Kärnten, Karawanken, Hoch-Obir, 1950 m (leg. E. Beuret et G. Müller, 73-1101), $2n = 52$.

F., P.-O., Cambredase, crête sud, calcaire, 2600 m (NEU K00235), $2n = 52$.

E., Ge., Puigmal, versant nord, silice, 2550 m (NEU K00230), $n = 26$.

F., P.-O., Serra de Maury, silice, 2300 m (NEU K00228), $n = 26$.

F., P.-O., Vallée de Planès, silice, 2000 m (NEU K00229), $n = 26$.

F., P.-O., Pic de Font Nègre, crête est, silice, 2500 m (NEU K00232), $2n = 52$.

AND., Port d'Envalira, versant est, silice, 2300 m (NEU K00234), $2n = 52$.

F., H.-P., Port de Barroude, près du Soum de Barroude, schistes ardoisiers, 2660 m (NEU K00231), $2n = 52$.

F., H.-P., Pic du Midi de Bigorre, calcaire, 2600 m (NEU K00236), $2n = 52$.

Unique représentant de la section *Cherleria* (L.) Mattf., le *M. sedoides* occupe une aire disjointe au sud de l'Europe, dans tous les principaux massifs montagneux situés entre 42° et 50° de latitude nord et une petite aire secondaire en Ecosse et aux Hébrides. La carte de distribution (fig. 27) que nous avons dessinée en nous référant partiellement à celle publiée par Meusel & al. (1965: 148) montre que le centre de gravité de l'aire est alpien. A l'est, le *M. sedoides* atteint les Alpes de

Transylvanie. En Europe austro-occidentale enfin, s'il est encore répandu dans les Pyrénées, il n'offre qu'une station isolée dans la chaîne cantabrique. Rouy & Foucaud (1896: vol. 3: 265) le signalent aussi en Corse, mais cette indication fondée sur un échantillon de l'herbier de Forestier, provenant de Corse mais sans localité précise, a été sérieusement mise en doute par Briquet (1910: 535). En fait, aucun autre botaniste ne l'a signalé sur cette île dont il doit, selon toute vraisemblance, être exclu.

Bien que le *M. sedoides* s'observe avec une plus grande constance sur les terrains à réaction faiblement acide, il peut être considéré comme amphicline. Il croît en effet aussi bien sur roche-mère siliceuse que carbonatée, dans la plupart des associations alpines à nivales, ouvertes, exception faite des éboulis mouvants. Son architecture, en coussinet dense, ne lui permet pas de résister à l'ensevelissement. En revanche, il joue un rôle de pionnier sur les moraines, les alluvions ou sur les éboulis stables se formant aux dépens de la roche sous-jacente. Solidement ancré par sa forte racine principale, il étale à la surface du sol ses innombrables rejets stériles qui retiennent la terre fine et permettent ainsi l'implantation d'espèces plus exigeantes ou s'enracinant moins profondément, en particulier les graminées. Ainsi sur la crête de Barroude, le *M. sedoides* était l'une des rares phonérogames, en compagnie des *Galium cometerrhizon* et *Viola diversifolia*, à coloniser les schistes ardoisiers. Certains individus ou colonies du *M. sedoides* atteignaient 50 cm de diamètre, voire plus, et offraient l'asile à de jeunes pieds de *Jasione humilis*, *Helictotrichon montanum* ou *Festuca supina*. Les conditions optimales pour le *M. sedoides* sont réalisées dans les groupements à *Carex curvula* ainsi que dans les associations à *Androsace alpina* ou à *Salix herbacea*.

La première tentative de déterminer le nombre chromosomique du *M. sedoides* a été effectuée par Blackburn & Morton (1957) qui publièrent $2n = 48$ chromosomes en soulignant le caractère tétraploïde des plantes d'origine écossaise. Par la suite, Favarger (1959, 1962a) revint par deux fois à l'étude de ce taxon, précisant le nombre $x = 13$ et montrant que le type ancestral diploïde était alpien. Dans le but de déceler une différence, très aléatoire, entre les nombres de base des populations britanniques et alpiennes, Favarger reprit l'étude du matériel écossais et publia $2n = 51-52$, donnée qui ne laissait aucun doute quant à l'identité des nombres de base dans les différentes populations. Dans ce contexte, il nous paraissait intéressant d'entreprendre l'étude du matériel pyrénéen. Notre hypothèse de départ, fondée sur les résultats obtenus dans d'autres groupes d'espèces pyrénéo-alpiennes et sur l'aspect très semblable des plantes pyrénéennes et alpiennes, était que le *M. sedoides* devait être représenté dans les deux chaînes par la même sippe diploïde. Force nous a été d'admettre le contraire. Plusieurs sondages cytologiques opérés sur des populations disséminées dans les Pyrénées orientales et centrales nous ont montré que seul le cytotype tétraploïde y était représenté, conclusion qui nous a incité à compléter l'étude cytologique dans le domaine alpien. Bien nous en prit, puisque nous avons mis en évidence la race tétraploïde dans les Préalpes septentrionales. L'ensemble des données cytologiques que nous avons reportées sur la figure 27 laisse apparaître que le cytotype diploïde occupe la plus grande partie de la chaîne principale des Alpes, des Alpes maritimes aux Dolomites autrichiennes et aux Alpes carniques. En revanche, les populations pyrénéennes et écossaises appartiennent au taxon tétraploïde qui a également été décelé dans le domaine alpien en quelque six localités assez distantes les unes des autres. Il est toutefois très probable que la race polyploïde forme un arc de cercle continu



Fig. 27. — Carte de distribution de l'espèce collective *Minuartia sedoides* (L.) Hiern.

partant des Préalpes vaudoises pour atteindre les Karawanken en tournant l'extrémité orientale des Alpes. En Suisse occidentale, elle semble strictement inféodée aux chaînes préalpines puisqu'un sondage sur la rive droite du Rhône (Loetschenpass) nous a donné $2n = 26$. Ainsi, la sippe diploïde n'est pas cantonnée à la chaîne pennine comme on aurait pu le penser, mais déborde sur la bordure nord de la vallée du Rhône. Il sera d'autre part intéressant de compléter l'étude cytologique du *M. sedoides* dans la partie orientale de son aire, en particulier dans les Carpathes. Si la sippe tétraploïde devait y être découverte, la distribution respective des deux cytotypes du *M. sedoides* se superposerait en partie à celle de l'*O. halleri* (voir p. 240), au moins en ce qui concerne les populations extra-alpiennes.

Au point de vue morphologique, le *M. sedoides* ne présente pas de variations notables. Les variétés *corollata* Schinz & Thell. et *ciliata* (Huter) Hayek, offrant respectivement un périanthe double et des feuilles ciliées sur la marge, ne semblent pas avoir une grande signification taxonomique ou phytogéographique. Elles ne sont pas liées apparemment à la variation du nombre chromosomique. Notons cependant que tout notre matériel appartient au type (var. *sedoides*) correspondant à la forme dépourvue de corolle et à feuilles glabres sur les bords. Les différences morphologiques séparant les sippes diploïde et tétraploïde sont insignifiantes, voire inexistantes. Bien que le matériel du Gantrisch, tétraploïde, par son port lâche et par ses feuilles et ses fleurs relativement grandes se distingue de la plupart des individus alpiens diploïdes, ce critère quantitatif n'a pas été confirmé dans les autres populations polyploïdes. Nos exsiccata pyrénéens offrent tour à tour un port en coussinet dense, à rejets stériles implantés sur des colonnes de feuilles sèches, ou des touffes diffuses émettant de longs rameaux stériles procombants. Les variations observées à l'échelle individuelle tiennent donc plus aux conditions stationnelles qu'aux facteurs génétiques. De plus, le diamètre des grains de pollen si souvent invoqué pour séparer deux races chromosomiques n'a donné dans ce cas aucun résultat significatif.

Le phénotype identique des sippes diploïde et tétraploïde suggère que la race polyploïde a pris naissance par autopolyploïdisation. Afin de vérifier cette hypothèse, nous avons analysé la méiose des tétraploïdes dans le but de déceler la formation éventuelle de multivalents. En fait, la syndèse observée chez plusieurs individus de la Vallée de Planès et du Puigmal est très régulière et conduit invariablement à l'individualisation de 26 bivalents (fig. 24f); jamais nous n'avons vu d'associations multiples. La régularité de la gamétogenèse a pour corollaire la fertilité du pollen qui paraît à première vue aussi élevée que chez le diploïde. L'absence complète de multivalents n'est cependant pas un argument suffisant pour admettre l'allopolyplodie. Il a en effet été démontré (Müntzing, 1936, 1961) que chez les autopolyploïdes, tant expérimentaux que naturels, le comportement des chromosomes à la méiose variait entre les deux pôles: multivalence ou bivalence complètes.

En définitive, l'isolement taxonomique du *M. sedoides* et l'identité morphologique des races diploïde et tétraploïde inclinent à penser que le passage du caryotype à $2n = 26$ à celui à $2n = 52$ procède de l'autopolyploïdie, ceci en dépit de l'absence de multivalents à la méiose.

Paronychia kapela (Hacq.) Kerner, Oesterr. Bot. Z. 19: 367. 1869.

subsp. **kapela**

Yougoslavie, Montenegro, Lovcen, au-dessus de Cetinje, 1250 m (leg. P. Correvon, 73-910), $2n = 18$.

Yougoslavie, Croatie, Biokovo, 900 m (leg. P. Correvon, 73-885), $2n = 18$.

I., L'Aquila, Morrone, 2060 m (71-1607), $2n = 18$.

I., L'Aquila, Gran Sasso, Portella, 2150 m (71-1580), $2n = 18$.

I., Macerata, Monti Sibillini, Porche, versant ouest, 2100 m (NEU K00272), $2n = 18$.

I., L'Aquila, M. S. Gregorio di Paganica, versant nord-est, 1670 m (NEU K00273), $2n = 18$.

subsp. **serpyllifolia** → subsp. **kapela**

E., Te., versant ouest du Javalambre, 1900 m (NEU K00258), $2n = 18$.

E., Pa., Peña Redonda, versant nord, 1850 m (NEU K00265), $2n = 36$.

subsp. **serpyllifolia**

E., Te., Sierra de Gudar, Peñarroya, 1900 m (NEU K00257), $2n = 18$, $n = 9$.

E., Na., Pic d'Orhy, crête sud-ouest, 1900 m (NEU K00266), $2n = 18$, $n = 9$.

F., P.-A., Col du Pourtalet (J. bot. Versailles, NEU K00252), $2n = 18$.

E., Sa., Picos de Europa, Collado de la Canalone, 2450 m (NEU K00268), $n = 18$.

E., León, versant sud-est de la Peña Ubiña, 2200 m (NEU K00264), $n = 18$.

E., Hu., Tozal de Guara, 1750 m (71-190), $2n = 36$.

E., Hu., Peña de Oroel, 1700 m (71-159), $2n = 36$.

E., Hu., Aragués del Puerto (leg. C. Favarger, NEU K03416), $2n = 36$.

E., Hu., Turbon, versant est, 2000 m (NEU K00260), $2n = 36$.

AND., Pic de Casamanya, au-dessus de Canillo, 1800 m (69-475), $2n = 36$.

F., P.-O., Escoutou, 1900 m (68-481), $2n = 36$.

F., P.-O., Massif du Coronat, est de la Tartère, 1600 m (NEU K00263), $2n = 36$.

F., H.-A., Queyras, entre Guillestre et Ceillac, 1300 m (leg. C. Favarger, 67-154), $2n = 36$.

F., B.-A., La Robine, 650 m (J. bot. Versailles, NEU K00259), $2n = 36$.

F., H.-A., St-Crépin, 960 m (NEU K00271), $2n = 36$.

subsp. **galloprovincialis**

F., Va., Ventoux, rocaïlles sommitales, 1900 m (NEU K00253), $2n = 54$.

F., Va., Ventoux (J. bot. Liège), $2n = 54$.

subsp. **baetica**

E., Gr., Sierra de la Sagra, rochers de la crête nord, 2280 (NEU K00256), $n = 9$.

E., Jaén, Sierra del Pozo, Cerro Cabañas, versant ouest, 1950 m (NEU K00267), $n = 9$.

La sous-section *Anoplonychia*, à laquelle appartient le *P. kapela*, réunit d'après Chaudhri (1968) quelque 33 espèces oroméditerranéennes dont plus de la moitié sont confinées à des aires étroites en Turquie. Si les Balkans comptent encore 8 espèces, les montagnes de la Méditerranée occidentale sont bien moins riches puisqu'elles n'hébergent que deux espèces en Espagne et trois en Afrique du Nord. Parmi celles-ci, le *P. kapela* est le plus répandu. On l'a identifié dans les Balkans, dans le sud des Alpes, dans les Pyrénées et en Espagne ainsi qu'en Afrique du Nord. En accord avec sa large répartition, le *P. kapela* est une espèce très plastique, à

grande amplitude écologique, dont on a décrit plusieurs taxons infraspécifiques. Héliophile et calcicole strict, il colonise les pelouses rocailleuses et les rochers entre 400 et 3200 m. En vertu même de cette souplesse morphologique et écologique, les conditions paraissaient réunies pour que l'on puisse attendre de son étude cytologique des renseignements utiles sur sa phylogénie.

Le genre *Paronychia* a été assez peu étudié jusqu'ici au point de vue cytologique. Seule une dizaine d'espèces, sur 108 que compte le genre, ont fait l'objet d'un sondage, le plus souvent isolé. Un compte rendu très sommaire de nos premières observations se trouve dans deux notes précédentes (Küpfer, 1971b, 1972b). Ces premiers résultats nous avaient permis d'établir le nombre de base du *Paronychia kapela* ($x = 9$) et de reconnaître trois races chromosomiques ($2n = 18$, $2n = 36$, $2n = 54$). Il est encore trop tôt pour chercher à tirer parti du nombre de base, car les données de comparaison font défaut. Notons tout de même que jusqu'ici trois nombres de base différents (7, 8, 9) ont été décelés dans le genre et qu'aucune autre espèce n'offre la valence $2n = 18$. En revanche, d'après la table de nombres chromosomiques de Bolkhovskikh & al. (1969), le nombre $2n = 36$ aurait été mis en évidence chez le *P. cephalotes*, espèce qui appartient à la même sous-section que le *P. kapela*, ainsi que chez deux espèces placées dans un autre sous-genre (sous-genre *Paronychia*), à savoir les *P. argentea* et *P. brasiliana* (= *P. bonariensis*). Chez le *P. argentea* toutefois le nombre $2n = 28$ est également cité.

Depuis la publication de nos premières numérations, nous avons étendu notre champ d'investigation et aujourd'hui les populations étudiées, au nombre de 28, se répartissent du sud de l'Espagne aux Balkans. La figure 28 qui résume nos observations montre que les populations diploïdes occupent trois aires distinctes, dans les Balkans, les Apennins centraux et la Péninsule ibérique. Les deux races polyploïdes sont plus septentrionales et leur distribution paraît plus limitée. Il faut cependant reconnaître que la prospection des populations balkaniques et italiennes est encore très insuffisante. Dans l'état actuel des connaissances, le domaine réservé au tétraploïde paraît s'étendre des Alpes françaises aux Pyrénées centrales et à la chaîne cantabrique. Quant à la race hexaploïde, nous ne l'avons décelée que dans deux populations au reste très voisines puisqu'elles proviennent toutes deux du Ventoux.

Le caryotype des taxons diploïdes, qu'il s'agisse des populations balkaniques, italiennes ou ibériques, est peu différencié et offre 18 chromosomes à constriction située dans la région médiane ou submédiane. Une paire de chromosomes hétéro-brachiaux porte un satellite sur le bras court (fig. 20d). Dans le matériel de la Sierra de Gudar, un satellite est en outre fixé sur le bras long d'une paire de chromosomes à constriction submédiane (fig. 20f). Les chromosomes du tétraploïde sont très semblables par leur forme et leurs dimensions à ceux des diploïdes. Une à deux paires de chromosomes satellitifères ont été mis en évidence. Cependant, l'observation des satellites dépend plus du degré de raccourcissement des chromosomes traités à l'œmn que de l'origine du matériel, aussi la variation du nombre de satellites ne nous paraît pas significative. Les mêmes remarques sont valables au sujet de la garniture chromosomique des plantes à $2n = 54$ (fig. 20g). La méiose du diploïde (Pic d'Orhy) est parfaitement régulière (fig. 20c). Il en est de même de la microsporangénèse du tétraploïde, étudiée sur les populations cantabriques (Picos de Europa, Peña Ubiña). A la métaphase I, les chromosomes s'organisent en 18 gemini sans jamais présenter d'appariements multiples (fig. 20e). Aucune observation de la méiose de l'hexaploïde n'a pu être réalisée jusqu'ici.

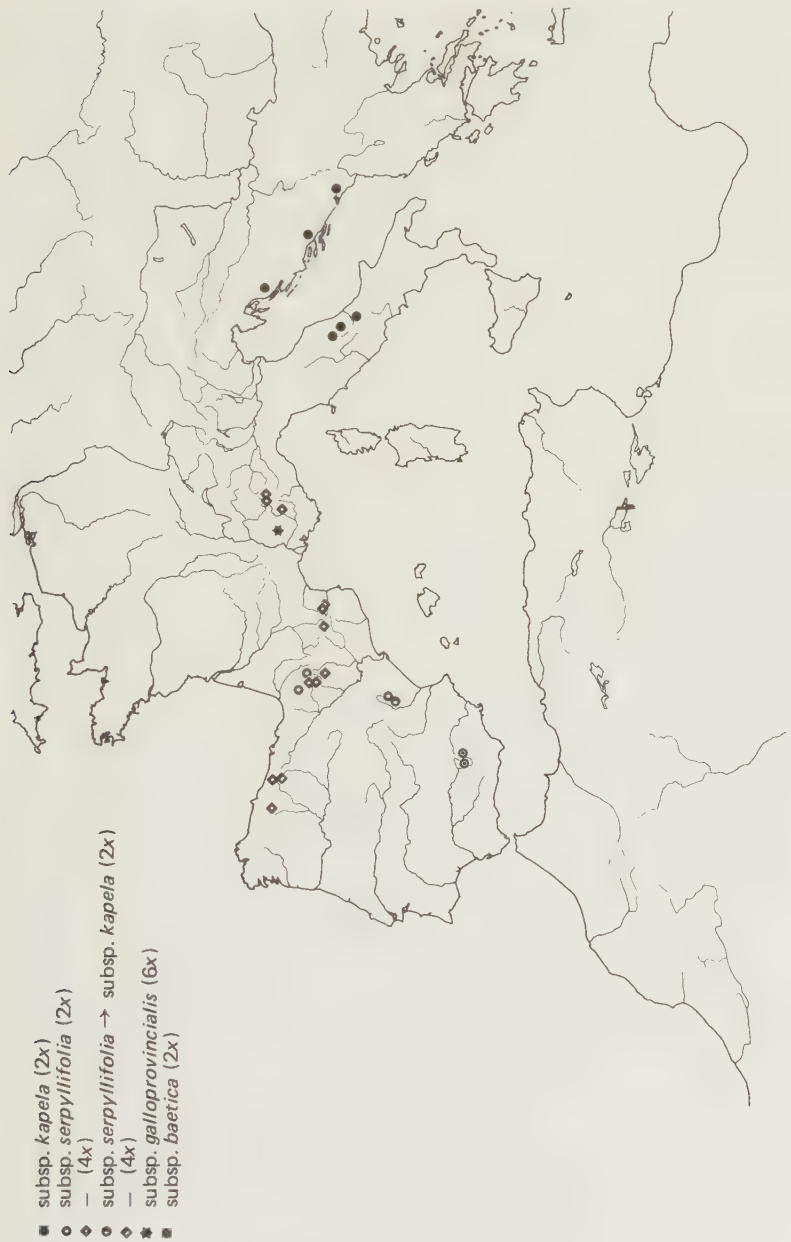


Fig. 28. - Carte de distribution des différentes races chromosomiques et morphologiques du *Paronychia kapela* (Hacq.) Kerner.

Les unités taxonomiques infraspécifiques du *P. kapela* ont été appréciées de façon très diverse. Walters (in Tutin & al., 1964) subdivise le *P. kapela* en trois sous-espèces: subsp. *kapela*, subsp. *serpyllifolia*, subsp. *chionea*. Dans sa révision récente des *Paronychiinae*, Chaudhri (1968) défend une position un peu différente, puisqu'il rétablit au rang d'espèce le taxon balkano-égéen et turc, *P. chionea*. De plus, au sein du subsp. *kapela*, principalement apennino-balkanique, il distingue deux variétés, l'une endémique de Yougoslavie (var. *durmitorea* Rohlena), la seconde ayant une aire très morcelée dans les montagnes de l'Afrique du Nord, de l'Espagne, du sud de la France et de l'Italie [var. *pseudo-aretioides* (Emberger & Maire) Chaudhri].

Si nous essayons de mettre en relation la morphologie des races chromosomiques avec les taxons décrits antérieurement, nous sommes anémé à faire les constatations suivantes.

Les populations diploïdes d'Italie et de Yougoslavie appartiennent sans aucun doute au subsp. *kapela*. Parmi les traits morphologiques les plus caractéristiques de ce taxon, mentionnons les rameaux stériles redressés, radicans, en général peu allongés, à entre-nœuds courts (0.6 à 2 mm), les feuilles disposées sur quatre rangs, petites, elliptiques-ogivales, étroites (1.8 à 4 x 1 à 1.6 mm), atténuées à la base, sessiles, glabres sur les faces, les stipules qui égalent ou dépassent les feuilles (0.9 à 1.6 fois plus longues que les feuilles). Les fleurs en glomérule subsessile sont relativement petites (1.7 à 2.1 mm de longueur) et les sépales subobtus (1.2 à 1.4 x 0.7 à 0.8 mm) sont terminés par un pinceau de poils longs de 0.3 à 0.4 mm. Si dans l'ensemble les populations balkaniques et italiennes appartiennent sans conteste au subsp. *kapela*, la répartition de ce dernier est plus difficile à établir avec précision dans les Alpes. D'après Chaudhri (l.c.), le subsp. *kapela* présenterait des stations en Maurienne, dans l'Oisans, le Queyras et les Basses-Alpes où il existe pourtant des formes de transition avec le subsp. *serpyllifolia*. En particulier, les échantillons alpiens que nous avons examinés en herbier ou "in situ" provenant du Queyras, sans être du subsp. *serpyllifolia* très caractéristique, tendaient vers cette sous-espèce. Toutefois dans l'herbier C. Favarger, un échantillon de la Haute-Ubaye [F., H.-A., entre St-Paul et Maurin, 1600 m, 19.8.1966, C. Favarger (NEU)] nous a paru plus proche de la sous-espèce typique. Enfin, pour Burnat (1901), le *P. kapela* n'est pas représenté dans la flore des Alpes maritimes et ligures, mais l'auteur signale au Mt Mounier des spécimens qui "s'en rapprochent sans être typiques". Dans le reste de l'aire de l'espèce collective, le subsp. *kapela* est encore indiqué en Afrique du Nord (Maire, 1963) et, par Chaudhri, en Espagne dans les provinces de Burgos et de Murcie. Personnellement nous avons récolté dans la Sierra de Javalambre (Teruel) et à la Peña Redonda (Palencia) des échantillons qui rappellent le subsp. *kapela* et en tout cas se distinguent nettement des formes pyrénéennes et cantabriques du subsp. *serpyllifolia*. Il convient cependant de signaler que la population de la Peña Redonda est très variable et que si nos témoins récoltés "in situ" tendent vers le subsp. *kapela*, les plantes cultivées à partir de graines sont, malgré leurs feuilles plus étroites, plus affines du subsp. *serpyllifolia* (port plus lâche; entre-nœuds allongés). En résumé, si les caractères morphologiques du subsp. *kapela* sont bien tranchés dans les populations italiennes et balkaniques, sa séparation d'avec le subsp. *serpyllifolia* est moins aisée dans les Alpes et le nord de l'Espagne. Le fait que les aires des deux sous-espèces soient contiguës dans ces régions laisse penser que des phénomènes d'introggression sont peut-être responsables de la variation presque continue entre les types extrêmes. De tels processus seraient d'ailleurs facilités par l'identité des nombres chromosomiques des deux taxons qui

reste à démontrer dans les Alpes, mais a été vérifiée sur le matériel espagnol. En effet, la même valence tétraploïde caractérise aussi bien le subsp. *serpyllifolia* des Picos de Europa que les formes affines du subsp. *kapela* de la Peña Redonda. Remarquons pour terminer qu'à une exception près, toutes les populations que nous rapportons au subsp. *kapela* se sont trouvées diploïdes. Seul le matériel ambigu de la Peña Redonda est tétraploïde.

Les formes les plus typiques du subsp. *serpyllifolia* sont à rechercher dans les Pyrénées et dans la chaîne cantabrique. Leur morphologie est alors caractéristique: port diffus, rameaux stériles allongés, couchés et radicans, à entre-nœuds assez longs (1.5 à 5 mm), feuilles disposées dans un seul plan, à peine plus longues que larges [3 à 5 × 1.6 à 2.8(-3.5) mm], lancéolées-spatulées, souvent contractées en un pétiole court, glabres sur les faces, plus rarement glabrescentes à hirsutes, stipules plus courtes que les feuilles [0.5 à 0.9(-1) fois plus courtes], fleurs en glomérule sessile ou pédonculé (l'entre-nœud supérieur atteint 2 à 8 mm), fleurs de 1.8 à 2.3 mm de longueur, sépales subobtus [1.3 à 1.8 × 0.6 à 0.9 mm] terminés par un pinceau de poils ordinairement courts [0.1 à 0.3(-0.4) mm]. Le domaine principal du subsp. *serpyllifolia* est pyrénéo-cantabrique. Dans la partie occidentale de son aire, nous avons vu plus haut qu'il existe des termes de passage avec le subsp. *kapela* (Peña Redonda). Toutefois, nos échantillons des Picos de Europa et de la Peña Ubina sont des subsp. *serpyllifolia* très caractéristiques. Dans cette dernière localité, nos témoins offrent des feuilles hérissées de poils sur les faces et correspondent ainsi à la description du subsp. *serpyllifolia* var. *hirta* Emberger & Maire. Au subsp. *serpyllifolia*, nous rattachons aussi les plantes de la Sierra de Gudar bien que leur port soit plus contracté et leurs feuilles plus étroites que dans les formes typiques. Dans les Pyrénées, les populations les plus caractéristiques, à feuilles larges brusquement contractées en pétiole, sont celles de la partie occidentale de la chaîne. Au fur et à mesure que l'on se rapproche des Pyrénées orientales se dessine une tendance au rétrécissement des feuilles qui se manifeste aussi dans les populations alpiennes. Ainsi, le phénotype des plantes du Coronat ou du Cambredase (P.-O.) est très proche, sinon identique, de celui des plantes alpiennes. Dans les Alpes françaises et italiennes, même si le subsp. *serpyllifolia* côtoie parfois le subsp. *kapela*, il paraît le plus fréquent. Signalons enfin que le subsp. *serpyllifolia* est mentionné par Maire (l.c.) en Afrique du Nord.

Au sein du subsp. *serpyllifolia*, nous avons découvert deux races chromosomiques. La valence la plus basse (diploïde) a été décelée d'une part dans deux populations des Pyrénées occidentales (Pourtalet, Pic d'Orhy) dont le phénotype coïncide parfaitement avec le subsp. *serpyllifolia* et d'autre part dans les populations des Sierras de Javalambre et de Gudar à morphologie plus ambiguë. Quant à la race tétraploïde, son domaine s'étend à la chaîne cantabrique, à la plus grande partie des Pyrénées hormis la zone axiale occidentale propre au diploïde, et aux Alpes. Elle recouvre, elle aussi, un large éventail de phénotypes offrant tous les intermédiaires entre les individus qui correspondent au subsp. *serpyllifolia* (Chaîne cantabrique, Pyrénées centrales) et ceux, plus rares, qui se rapprochent du subsp. *kapela* (Peña Redonda et sans doute aussi certaines populations alpiennes). Un tel état de fait laisse penser que le tétraploïde a peut-être pris naissance par allopolyploïdie à partir des subsp. *kapela* et *serpyllifolia*. Le polyploïde issu d'un tel processus posséderait ainsi les mêmes potentialités morphologiques que les deux sous-espèces réunies. L'hypothèse qui stipule des phénomènes d'introgres-

sion pour expliquer le gradient morphologique continu entre les deux sous-espèces ne serait alors plus nécessaire.

Comme il apparaît sur la figure 28, la valence hexaploïde n'a été décelée qu'au Ventoux. Rendu attentif à ce taxon par ses caractères cytologiques, nous l'avons comparé avec nos autres échantillons. Il en est ressorti que la plante du Ventoux se distinguait nettement des autres populations françaises par son port contracté, par ses rejets courts, à feuilles densément imbriquées, étroites, pubescentes sur les faces, par ses stipules qui égalent ou dépassent les feuilles. La constance de ces caractères a d'ailleurs été testée en cultures comparées à Neuchâtel. Au point de vue taxonomique, Chaudhri (1968) rapporte les plantes du Ventoux à un taxon décrit par Emberger & Maire (1929) en Afrique du Nord, à savoir le *P. pseudo-aretioides* Emberger & Maire [= *P. kapela* subsp. *pseudo-aretioides* (Emberger & Maire) Maire] qu'il subordonne à titre de variété au subsp. *kapela*. Cette position peut paraître justifiée puisque les feuilles des plantes du Ventoux rappellent par leur forme la sous-espèce typique (subsp. *kapela*). En revanche, il nous paraît difficilement concevable que la valence hexaploïde, qui paraît exceptionnelle, puisse caractériser deux populations éloignées, l'une française, l'autre atlasique. Il est vrai que Chaudhri indique d'autres stations du var. *pseudo-aretioides* dans les Abruzzes (Majella, Sirente), en France (Sainte-Baume) et en Espagne (Sierra de Urbion et province de Lerida). Cependant, une aire aussi disjointe ne nous paraît pas compatible avec le statut polyploïde de la plante du Ventoux dont l'origine est sans doute relativement récente. De plus, les échantillons provenant de la Majella que nous avons vus à Genève (G) appartiennent au subsp. *kapela* et cela malgré leur port un peu plus contracté. Enfin, le fait que Chaudhri ne relève pas un des caractères les plus significatifs, du moins à notre sens, de la plante du Ventoux, soit la pubescence des limbes foliaires, démontre que sa conception du gradient morphologique de ce taxon diffère de la nôtre. Afin de vérifier le bien-fondé du jugement de Chaudhri, relatif à l'identité taxonomique des plantes du Ventoux et du taxon décrit en Afrique du Nord, nous avons tenté de consulter le type du *P. pseudo-aretioides* conservé à Montpellier (MPU) dans l'herbier Maire. Malheureusement, la planche originale a été modifiée, car en regard de l'étiquette mentionnant "type", il ne subsiste que des traces de colle. En revanche, sur la même intercale est fixée une enveloppe qui porte la mention, écrite semble-t-il de la main de Maire, "*Paronychia aretioides* DC., Cazorla, 1901, Reverchon 1238. Pour comparaison". Dans l'enveloppe sont glissés deux petits échantillons; l'un correspond sans aucun doute au *P. aretioides*, alors que le deuxième, limité à quelques rameaux fleuris, semble différent, mais de toute évidence aucun des deux exsiccata ne coïncide avec la plante du Ventoux. En définitive, la combinaison des caractères morphologiques et cytologiques, nous incline à penser que les populations du Ventoux appartiennent à un taxon nouveau qu'il convient de distinguer des autres *Paronychia*, français en particulier, réunis sous le pavillon du *P. kapela*.

Paronychia kapela* subsp. *galloprovincialis* Kùpfer, subsp. *nova

Chamaephyton caespitosum ramis sterilibus procumbentibus vel ascendentibus, subbrevis radicans. *Foliis* anguste obovatis (2.5-3.5 x 1.2-1.4 mm) basin versus attenuatis, sessilibus supra ambo paginas valde imbricatis. *Stipulis* folia aequantibus vel iis sesquilongioribus. *Floribus* majusculis (2.5-2.8 mm longis)

sepalis (1.6-2.3 × 0.7-1.0 mm) in penicillum pilorum 0.4-0.6 mm longorum abundans. Numero chromosomatum $2n = 54$. **Holotypus:** F., Va., Ventoux, rocaïlles culminales, 1900 m, NEU K00253.

Dans la distribution du var. *pseudo-aretioides*, Chaudhri mentionne la Sainte-Baume. Cette indication nous a incité à examiner au Conservatoire botanique de Genève (G) les *P. kapela* qui proviennent de cette chaîne du Var. Si avec l'altitude plus basse, le port devient un peu plus lâche, les autres caractères (entre-nœuds relativement courts, pubescence foliaire, etc.) démontrent clairement que les populations de la zone culminale de la Sainte-Baume (Pilon) et celles du Ventoux appartiennent bien au même taxon. A l'avenir, il sera intéressant d'en apporter la preuve cytologique. Jusqu'à plus ample informé, nous considérons le subsp. *galloprovincialis* comme un endémique des Préalpes de Provence (Ventoux, Sainte-Baume), lié aux rocaïlles calcaires entre 900 et 1900 m.

Quelle est la signification biogéographique de ce taxon et quelles sont ses affinités? Contrairement aux populations alpiennes tétraploïdes du subsp. *serpyllifolia* dont l'origine est sans doute pyrénéenne, le subsp. *galloprovincialis* paraît morphologiquement plus proche des taxons italiens ou balkaniques. Son habitus est assez voisin des plantes d'altitudes élevées des Abruzzes, mais en diffère par ses feuilles hirsutes sur les faces (glabres dans le subsp. *kapela*) et par ses fleurs plus grandes. Une comparaison sommaire avec des individus à port contracté du *P. chionea* pourrait laisser croire à une identité des deux taxons. En effet, le *P. chionea* se distingue du *P. kapela* en particulier par la pubescence accusée des limbes foliaires. De plus, ses feuilles sont relativement étroites. En revanche, un caractère cryptique mais tranché, déjà signalé par Emberger & Maire (1929) et repris par Chaudhri (1968), permet de les distinguer aisément. Les styles assez courts (0.2 à 0.4 mm) dans tous les taxons gravitant autour du *P. kapela*, et partant du subsp. *galloprovincialis*, sont deux à trois fois plus longs chez le *P. chionea* (0.6 à 0.7 mm). Enfin, le subsp. *galloprovincialis* offre aussi quelques parentés avec le taxon bétique dont il sera question ci-dessous.

Dans une note préliminaire (Küpper, 1972b), nous avons publié sous le nom de *P. kapela* subsp. *serpyllifolia*, le nombre chromosomique d'un *Paronychia* récolté au Cerro Cabañas (Jaén, Sierra del Pozo). Or, un examen plus attentif de ces échantillons et surtout une connaissance plus approfondie des autres taxons ibériques nous ont montré que les plantes du sud de l'Espagne différaient très nettement des populations pyrénéennes ou cantabriques. Par la suite, nous devons retrouver à la Sierra de la Sagra une deuxième population en tout point identique à celle de la Sierra del Pozo, ce qui devait nous convaincre qu'il s'agissait bien d'un taxon indépendant. Du subsp. *serpyllifolia*, le taxon bétique diffère par ses feuilles petites, étroites (2.8 à 3.2 × 0.6 à 0.7 mm), atténuées à la base, imbriquées, disposées sur quatre rangs, par ses rejets stériles courts (1 à 1.8 mm), plus ou moins dressés, jamais radicants, ainsi que par ses rameaux épais à entre-nœuds renflés. Du subsp. *kapela*, il se distingue par quelques-uns des caractères mentionnés ci-dessus, mais surtout par la pubescence prononcée des limbes foliaires. Par certains traits de sa morphologie, il se rapprocherait aussi du subsp. *pseudo-aretioides* dont Emberger & Maire disent qu'il "a un port ramassé et cespiteux analogue à celui du *P. aretioides*", termes qui s'appliqueraient aussi à la plante de la Sierra de Cazorla. Nous avons signalé plus haut que le matériel original du subsp. *pseudo-aretioides* semble avoir disparu, alors que les échantillons de comparaison du *P. aretioides* disposés

par Maire sur la même planche nous paraissent hétérogènes. En effet, si l'un des exsiccata correspond bien au *P. aretioides*, l'autre s'en distingue par ses sépales trinerviés (et non pas 4- à 5-nerviés) terminés par un pinceau de poils alors que chez le *P. aretioides* les sépales, quoique pubescents-blanchâtres, ne sont pas pénicillés. Faut-il en déduire alors qu'un geste malheureux a réuni dans une même enveloppe le type décollé du *P. pseudo-aretioides* avec un exsiccatum du *P. aretioides* de la Sierra de Cazorla? Nous serions tenté de le faire si le protologue de la plante nord-africaine s'appliquait sans ambiguïté à l'échantillon incriminé. Or, pour qui connaît le soin et l'extrême précision qu'Emberger & Maire apportaient à leurs descriptions, il paraît impensable qu'ils aient omis de signaler la pubescence des feuilles qui est le critère le plus remarquable des plantes bétiques (et aussi de l'échantillon controversé). Les auteurs français étaient pourtant très attentifs à ce caractère puisqu'ils ont décrit le var. *hirta* dont ils indiquent qu'il a les feuilles hérissées sur les faces. Ce taxon est toutefois subordonné par Emberger & Maire (1929) au subsp. *serpyllifolia* parce que ses feuilles sont largement ovales. Notre plante ne semble donc pas appartenir au *P. pseudo-aretioides*. Notons encore que Chaudhri (l.c.) qui a vu le type du *P. pseudo-aretioides*, puisque la planche originale porte son "determinavit", ne mentionne pas, lui non plus, dans sa description la pubescence foliaire. D'autre part, les échantillons de Reverchon pouvaient très bien être hétérogènes, car ils proviennent de la Sierra de Cazorla (= S. del Pozo) dont le Cerro Cabañas est une des sommités. Il se peut donc que Reverchon ait récolté côte à côte le *P. aretioides* et le taxon trouvé par nous, dont les habitus sont par ailleurs très proches, et les ait confondus. En conséquence, nous proposons de distinguer au sein du *P. kapela* une nouvelle sous-espèce.

Paronychia kapela* subsp. *baetica* Küpfer, subsp. *nova

Chamaephyton caespitosum ramis sterilibus plus minusve erectis brevibus (1-1.8 cm longis) haud radicanibus foliis anguste obovatis (2.8-3.2 x 0.6-0.7 mm) basin versus attenuatis supra ambo paginas hirsutis valde imbricatis; stipulis folia subaequantibus vel quarta parte ea superantibus; floribus parvis (1.7-2.2 mm longis) sepalis (1.4 x 0.3 mm) in penicillum pilorum longorum abeuntibus. Numero chromosomatum $2n = 18$. **Holotypus:** E., Gr., Sierra de la Sagra, rochers de la crête nord, 2280 m, NEU K00256.

Le bien-fondé du subsp. *baetica*, qu'il conviendra de rechercher dans toutes les chaînes bétiques calcaires, ne sera établi définitivement que lorsqu'il nous aura été possible de désigner un néotype du subsp. *pseudo-aretioides* récolté dans la station classique et après l'avoir comparé avec notre matériel du sud de l'Espagne.

Clé des sous-espèces du *P. kapela*

- 1a. Feuilles des rejets stériles 1 à 2.5 fois plus longues que larges, ovales-lancéolées, à limbe souvent brusquement contracté en pétiole, disposées dans un seul plan subsp. *serpyllifolia*
(Chaix) Graebner in Ascherson & Graebner,
Syn. Mitteleur. Fl. 5/1: 892. 1919.

- 1b. Feuilles des rejets stériles 2 à 3.5 fois plus longues que larges, ogivales, atténuées à la base, subsessiles à sessiles, imbriquées, disposées sur quatre rangs 2
- 2a. Feuilles glabres sur les faces subsp. *kapela*
- 2b. Feuilles pubescentes-hirsutes sur les faces 3
- 3a. Sépales 1.6 à 2.3 × 0.7 à 1 mm; rejets radicans
subsp. *galloprovincialis* Kupfer, subsp. nova
- 3b. Sépales 1.4 à 1.6 × 0.6 à 0.8 mm; rejets non radicans
subsp. *baetica* Kupfer, subsp. nova

Genre *Ranunculus* L. sect. *Ranuncella* (Spach) Freyn

La section *Ranuncella* réunit en Europe austro-occidentale quelque huit orophytes à fleurs blanches, plus rarement jaunes (*R. gramineus*, *R. abnormis* et *R. bupleuroides*) ou blanc-rosé (*R. parnassifolius*). La section n'est représentée en Afrique du Nord que par le *R. gramineus*, espèce la plus largement répandue de la section, et par le *R. calandrinoides* Oliver, endémique atlasique. Toutes les espèces sont des géophytes à racines fasciculées, épaisses, charnues à tubéreuses, à souche surmontée d'une couronne de fibres provenant de la destruction des feuilles, celles-ci toutes entières ou exceptionnellement pourvues de 1 à 4 dents (*R. pyrenaicus* subsp. *plantagineus* var. *lacerus*, *R. wettsteinii* Dorfner). Ci-dessous, nous exposons les résultats cytologiques et taxonomiques obtenus sur l'ensemble des Renoncules européennes de la section, à l'exception des *R. bupleuroides*, endémique de l'ouest de la Péninsule ibérique, et *R. wettsteinii*, rare endémique yougoslave strictement localisé dans le massif frontalier alban-macédonien (Korab), que nous n'avons pu étudier personnellement. Cette dernière espèce entre dans le groupe du *R. parnassifolius* dont elle diffère par ses feuilles à limbe brièvement denté et graduellement atténué en pétiole.

Ranunculus abnormis Cutanda & Willk., *Linnaea* 30: 83. 1859.

E., Av., Sierra de Gredos, rive NE. de la Laguna Grande, 1966 m (NEU K02161), 2n = 16.

Orophyte endémique des montagnes centro-occidentales de la Péninsule ibérique, le *R. abnormis* se rencontre de la Sierra de Gredos à la Serra da Estréla. Caractéristique des pelouses méso-hygrophiles à Nard raide, il croît de préférence dans deux associations, l'une à *Nardus stricta* et *Genista carpetana* et l'autre à *Poa alpina* et *Nardus stricta* (Rivas Martínez, 1963). C'est à cette dernière que se rapporte le groupement dans lequel ont été prélevés nos échantillons où le *R. abnormis* côtoyait les *Nardus stricta*, *Poa alpina*, *Narcissus bulbocodium* subsp. *nivalis*, *Ranunculus bulbosus* subsp. *castellanus*, *Ranunculus gregarius* et *Jasione perennis* subsp. *carpetana*.

A première vue le *R. abnormis* occupe une position systématique assez isolée au sein de la section *Ranuncella* et n'a pas autant d'affinités avec le *R. gramineus* que pourrait le laisser supposer ses fleurs jaunes et ses feuilles linéaires. Les caractères

propres au *R. abnormis* sont les divisions de la corolle au nombre de 6 à 10, au lieu de 5, les feuilles radicales cucullées au sommet, ne produisant presque pas de fibres en se desséchant, et les racines courtes, tubéreuses, fusiformes.

Le *R. abnormis* est diploïde à $2n = 16$ chromosomes (Küpfer, 1969); son caryotype, assez différencié, fait apparaître 4 paires de chromosomes à constriction localisée dans la région médiane, 1 paire à centromère submédian à subterminal et enfin 3 paires de chromosomes plus courts à constriction subterminale.

Ranunculus gramineus L., Sp. Pl. 549. 1753.

E., Gr., Sierra Nevada, Dornajo, 2050 m (NEU K02186), $2n = 16$.

E., Jaén, Sierra del Pozo, Cerro Cabañas, versant W, 1950 m (var. *luzulifolius*, NEU K02188), $2n = 16$.

E., Te., versant W du Javalambre, 1800 m (NEU K02185), $2n = 16$.

CH., Vs., St-Léonard, les Plâtreries, 600 m (69-1358), $2n = 16$.

De toutes les espèces de la section *Ranuncella*, le *R. gramineus* offre la plus large répartition. En dehors de son aire principale ibéro-nord-africaine, il est très sporadique en France, en Suisse (deux stations connues au Valais) et en Italie. En Espagne cependant, il est des plus probable que l'aire du *R. gramineus* soit en réalité plus étendue que le laisse apparaître la carte de Meusel & al. (1965, carte 167d), du moins dans la partie orientale de la péninsule. Personnellement nous l'avons récolté dans la S. del Pozo au Cerro Cabañas (var. *luzulifolius* Boiss.) et près de la source du Guadalquivir. Heywood (1961) le cite encore en deux autres stations de la même chaîne et Cuatrecasas (1929) en plusieurs localités de la S. de Mágina. Enfin, dans la chaîne cantabrique où Meusel & al. (l.c.) ne signalent pas le *R. gramineus*, nous l'avons observé à la Peña Redonda (Palencia) et au Puerto de Piedrasluengas (Palencia). Laínz (1961), pour sa part, rapporte à cette espèce un échantillon récolté par Gandoger dans la région de Riaño (León) et déterminé par lui d'une manière inexacte comme appartenant au *R. pyrenaicus*.

Le caractère orophytique du *R. gramineus* n'est pas très accusé. Par sa distribution, il semble intermédiaire entre ce que Favarger (1971a) appelle les "espèces xérophiles des enclaves à végétation xérothermique" et les taxons méditerranéomontagnards. En fait, sa limite altitudinale supérieure décroît du sud au nord: 2100 m en Sierra Nevada (Dornajo), 1950 m dans la S. del Pozo, 1600 m dans les Pyrénées, 600 m au Valais et quelque 100 m dans ses stations du nord de la France. Vanden Berghen (1972) a montré récemment que le *R. gramineus* n'est pas strictement lié aux pelouses maigres affines des *Ononidetalia striatae*, mais "croît avec une égale vitalité... sur des sols argileux gorgés d'eau durant une partie de l'année". Cette remarque rejoint en partie les observations de Thommen rapportées par Becherer (1956) concernant la population valaisanne de St-Léonard. Dans cette station, le sol est saturé d'eau pendant l'hiver et le printemps, assurant ainsi des conditions très favorables au début de la croissance. Le phénomène est d'autant plus important que l'espèce est relativement précoce et que son système racinaire se renouvelle en grande partie dès l'apparition des premières feuilles, la plante étant au repos pendant toute la fin de la saison sèche. Dans le même ordre d'idée, Lapeyrouse (1813), décrivant les stations favorables au *R. gramineus* dans les Pyrénées orientales, notait aussi "prairies humides".

Plusieurs taxons infraspécifiques du *R. gramineus* ont été décrits, les caractères variables étant le contour et la pubescence des feuilles, la ramification des hampes florales et la dimension des fleurs. Il s'agit dans la plupart des cas (sinon tous) de formes sporadiques, susceptibles de se réaliser dans des localités très éloignées (var. *phoenicifolius* DC.: Côte-d'Or, Charente-Inférieure, Basses-Alpes, Espagne orientale, Afrique du Nord; var. *luzulifolius* Boiss.: Corbières, Espagne, Afrique du Nord).

Les résultats cytologiques obtenus dans d'autres groupes d'espèces à distribution analogue (ayant le centre de leur distribution au voisinage immédiat de la Méditerranée, mais offrant des irradiations en Europe centrale) laissaient entrevoir la possibilité d'une différenciation cytologique au sein des différentes populations avec polyploidie dans les stations septentrionales (Favarger, 1971a). En réalité, tous nos sondages cytologiques ont révélé le même nombre $2n = 16$, cela aussi bien sur les populations du sud de l'Espagne que sur celle du Valais, confirmant ainsi les numérations de Larter (1932) et de Kurita (1956) sur du matériel de jardin botanique et de Guinochet & Logeais (1962) sur des plantes de Caussols (F., A.-M.).

Le caryotype que nous avons établi (fig. 30e) est très semblable à celui publié par Kurita. Notons cependant que l'auteur japonais ne figure pas la paire de chromosomes satellitifères que nous avons décelée sur des mitoses de méristèmes radiculaires fixés après deux heures et demie de prétraitement à l'œmn. En revanche, sur les autres matériels étudiés sur des mitoses de l'ovaire sans prétraitement, les satellites n'étaient pas visibles. La formule chromosomique gamétique, presque identique à celle de l'espèce précédente, s'énonce suivant la terminologie du Leván & al. (1964) par: $4m + 3st + 1(st - r)^{sat}$.

L'espèce qui présente le plus d'affinités avec le *R. gramineus* est le *R. bupleuroides* Brot., à fleurs jaune très pâle et également diploïde (Barros Neves, 1950) dont il se rapproche surtout par son var. *phoenicifolius* à feuilles radicales lancéolées.

Ranunculus amplexicaulis L., Sp. Pl., 549. 1753.

- F., H.-P., Pic du Midi de Bigorre, 2400 m (NEU K02192), $2n = 16$.
 E., Hu., NW du Collado de la Magdalena, 2040 m (NEU K02191), $2n = 16$.
 E., Na., Pic d'Orhy, 1920 m (70-1884), $2n = 16 + 1 B$.
 E., Somiedo, versant W de la Collada de Balbarán, 1680 m (NEU K02189), $2n = 16$.
 E., Ov., versant E du Cueto de Arbas, 1750 m (NEU K02190), $2n = 16$.
 E., So., Sierra de Urbion, NE de la Laguna Negra, 1850 m (70-63), $2n = 16$.

Endémique nord-ibérique, le *R. amplexicaulis* a été signalé de l'extrémité orientale de la chaîne pyrénéenne aux Asturies (Puerto de Leitariegos), ainsi que dans la partie siliceuse, septentrionale, des Mts Ibériques. Cependant, les indications concernant les Pyrénées-Orientales devraient, selon nous, être encore confirmées. Gautier (1897-1898) dans son "Catalogue raisonné de la flore des Pyrénées-Orientales" mentionne au sujet du *R. amplexicaulis* "tourbières alpines: coume de la Calm, près Font-Romeu ... tourbières de la Glèbe au-dessus du Col de Jau; port d'Embalayre à 2460 m, sur la frontière de l'Andorre". Or, cette espèce affectionne les pelouses sèches à mésophiles. Jamais nous ne l'avons rencontrée dans les lieux tourbeux. Dans la région de Font-Romeu, la seule Renoncule à fleurs blanches des marécages est le *R. angustifolius* dont certains individus particulièrement robustes offrent des feuilles assez larges et légèrement embrassantes avec lesquels Gautier a peut-être confondu le *R. amplexicaulis*. Cette hypothèse nous paraît d'autant

plus vraisemblable qu'au Col de Jau où nous avons vainement cherché le *R. amplexicaulis*, les seules Renonculacées observées étaient les *R. angustifolius* et *R. pyrenaicus*. Les indications concernant le Port d'Envalira nous paraissent en revanche plus plausibles, bien que nous n'ayons vu aucun document permettant de le confirmer. La situation en crête, l'absence de tourbières dans les environs immédiats du col sont des arguments en faveur de la présence du *R. amplexicaulis* à proximité de la frontière franco-andorrane. Remarquons toutefois que le *R. angustifolius* se rencontre aux sources de l'Ariège et aux Lacs des Pessons, localités très voisines du Port d'Envalira.

La figure 29b représente une approximation par défaut de l'aire réelle du *R. amplexicaulis*. Nous l'avons établie sur la base des échantillons que nous avons vus "in situ" ou en herbier et des indications bibliographiques qui nous paraissent les plus sûres. Les mentions concernant la présence du *R. amplexicaulis* dans les Pyrénées-Orientales ou en Andorre n'ont pas été portées sur la carte (en particulier Gautier [l.c.], Rouy & Foucaud [l.c.], Gaussen [1969]).

Les exigences édaphiques du *R. amplexicaulis* nous paraissent encore obscures. Gaussen (1969) mentionne "préfère le calcaire" alors que nos propres observations font ressortir le contraire. Des 8 stations où nous l'avons récolté seule celle du Pic d'Orhy se trouvait sur substrat calcaire. Peut-être l'espèce est-elle amphicline, bien qu'elle nous semble marquer une préférence pour les sols siliceux. Nos autres récoltes, échelonnées des Pyrénées centrales à l'extrémité occidentale de l'aire (Cueto de Arvas), sur les deux versants de la chaîne ainsi que dans la Sierra de Urbion, ont été effectuées entre 1600 et 2450 m, sur roche-mère siliceuse, le plus souvent dans des pelouses à *Festuca eskia* ou des nardaies.

A l'instar de plusieurs autres espèces de la section, le *R. amplexicaulis* offre une morphologie assez souple dont les variations dépendent directement des conditions écologiques. Dans les pelouses sèches, il est le plus souvent uniflore, à feuilles radicales lancéolées-elliptiques, à pétiole relativement long (0.4 à 1 fois la longueur du limbe, pl. IIIc). En revanche, dans les stations fraîches ou fumées, il est en général multiflore (3- à 7-flore), à limbe foliaire plus grand et à pétiole plus court. A la Collada de Balbarán (Oviedo), le *R. amplexicaulis* était remarquable par son port robuste, ses hampes très ramifiées et par ses feuilles sessiles, à limbe insensiblement atténué jusqu'à la base (pl. IIId). Cette forme est d'autant plus exceptionnelle que dans les autres localités cantabriques, nous avons toujours récolté des individus 1- à 2-flores. De plus, Rivas Martínez & al. (1971) notent pour leur part que tous les exemplaires qu'ils ont vus dans une localité très proche de la nôtre (Ov., Alto Terreros, 2050 m), sont de petite taille et monocéphales. Il nous paraît cependant prématuré de décrire une nouvelle variété sans une étude plus exhaustive de la population de Balbarán.

Au point de vue cytologique, toutes les populations étudiées sont diploïdes avec $2n = 16$ chromosomes. Un des individus du Pic d'Orhy offrait un chromosome *B* dont la nature hétérochromatique est attestée par le fait qu'il ne subit pas la catachromase télophasique et se retrouve dans le noyau quiescent (pl. Vd). Le caryotype, bien différencié, peut être défini par la formule suivante:

$$4m + 2(sm - st) + 1st + 1(st - r)^{sat.}.$$

Les satellites ne sont pas très constants, mais cela tient selon toute probabilité aux différentes conditions de fixation. Inapparents dans le matériel d'Orhy, ils s'observent sur toutes les mitoses de l'ovaire des plantes de la Sierra de Urbion.



Fig. 29. — (a) Répartition géographique du *Ranunculus angustifolius* DC. var. *angustifolius* établie d'après des échantillons d'herbiers.
(b) Répartition géographique du *Ranunculus amplexicaulis* L., ainsi que des *R. angustifolius* DC. var. *angustifolius* et var. *uniflorus* Boiss.

Parmi les espèces les plus affines du *R. amplexicaulis*, nous avons noté le *R. angustifolius*, dont il sera question ci-après et qui est également diploïde, ainsi que le *R. calandrinoides*, endémique atlasique à fleurs blanc rosé, qui n'a pas fait jusqu'ici l'objet d'études cytologiques. Enfin, le *R. bupleuroides*, malgré ses fleurs jaune pâle, offre un habitus presque identique à celui du *R. amplexicaulis* qui lui ressemble surtout dans ses formes à feuilles lancéolées.

Ranunculus gr. pyrenaicus

Tous les auteurs des dix dernières décennies se sont accordés pour reconnaître dans le *R. pyrenaicus* un orophyte pyrénéo-alpin. Allioni en 1785 avait bien séparé une forme alpine à feuilles particulièrement larges sous le nom de *R. plantagineus*, mais il n'avait été suivi que par Dalla Torre & Sarnthein (1909). En fait, tous les botanistes ayant herborisé dans les Alpes et les Pyrénées ont admis l'identité spécifique des formes alpines et pyrénéennes, distinguant tout au plus les formes alpines les plus luxuriantes sous l'étiquette de var. ou de subsp. *plantagineus*. D'autres taxons de moindre importance ont été décrits dans les Alpes sous les noms de f. *apetala* Rikli et var. *laceratus* Burnat qui ne sont que de petites variations stationnelles. Dans les Pyrénées, la situation est plus confuse puisque l'on a signalé à côté du *R. amplexicaulis*, les *R. angustifolius*, *R. pyrenaicus* var. *bupleurifolius* et var. *plantagineus*. Enfin en Sierra Nevada, l'espèce décrite par Bory (1820) sous le nom de *R. alismoides* a connu une histoire tout aussi troublée puisqu'il a été subordonné une première fois au *R. angustifolius* à titre de variété (*R. angustifolius* var. *uniflorus* Boiss.), puis comme sous-espèce au *R. pyrenaicus* [*R. pyrenaicus* subsp. *alismoides* (Bory) O. Bolós & Font Quer]. Devant une telle confusion, concernant autant la définition des taxons que leur distribution, le groupe s'imposait comme un objet privilégié d'étude cytotaxonomique.

Les premières données cytologiques (voir les listes ci-dessous) avaient mis en évidence une race polyploïde alpine et montré que les populations pyrénéennes étaient au contraire diploïdes. Sur cette base, en collaboration avec Favarger (Favarger & Küpfer, 1968), nous avons proposé de diviser le *R. pyrenaicus* s.l. en trois sous-espèces: l'une, pyrénéenne diploïde, recouvrant le type (subsp. *pyrenaicus*) englobant aussi les taxons portant les épithètes *angustifolius* et *bupleurifolius*, une sippe alpine, tétraploïde (subsp. *plantagineus*) et enfin le subsp. *alismoides*, névadéen. Nos conclusions se sont révélées par la suite en partie erronées du fait principalement d'une mauvaise interprétation du taxon de Candolle. En effet, nous avons été induits en erreur par l'épithète *angustifolius* qui, comme nous devons le comprendre plus tard, ne recouvre pas dans les Pyrénées le taxon à feuilles étroites, mais au contraire une sippe à feuilles plus larges. La découverte ultérieure d'une population alpine diploïde par Guinochet (1967), confirmée par nos recherches (Küpfer, 1971c) et celles de Ritter (1972c) devait remettre en question notre jugement. Une étude de morphologie comparée et d'écologie ainsi que la consultation des types, nous a persuadé que sous le pavillon du *R. pyrenaicus* se cachaient en fait 3 taxons différents, à savoir les *R. angustifolius*, *R. pyrenaicus* et *R. plantagineus*.

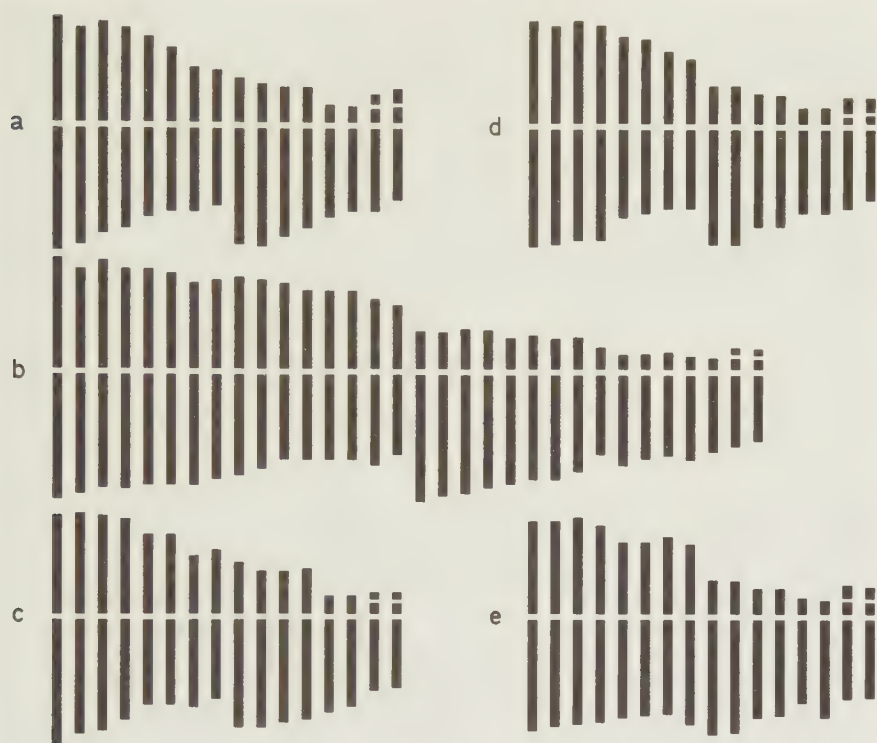


Fig. 30. — Idiogrammes des *Ranunculus plantagineus* subsp. *occidentalis* (a) [Grand Veymont, K002241], *R. plantagineus* subsp. *plantagineus* (b) [Cayolle, K02230], *R. seguieri* (c) [Mongioie, 69-1923], *R. parnassifolius* subsp. *cabrerensis* (d) [Vallée de Llo, K02207], *R. gramineus* (e) [Dornajo, K02186].

Ranunculus pyrenaicus L., Mantissa Altera: 248. 1771.

1. F., Ar., Llaurenti, 1950 m [Favarger & Küpfer, 1968; Küpfer & Favarger, 1967] (NEU K02222), $2n = 16$.
2. F., Ar., S du Port de Pailhères, 1900 m (NEU K02221), $2n = 16$.
3. Frontière franco-andorrane, Pas de la Case, crête W du Cirque de Font Nègre, 2550 m [var. *bupleurifolius*] (NEU K02223), $2n = 16$.
4. AND., Port d'Envalira, 2450 m (NEU K02229), $2n = 16$.
5. F., H.-G., extrémité ouest du Val d'Esquierry, 2100 m (NEU K02224), $2n = 16$.
6. F., H.-P., Pic du Midi de Bigorre, 2350 m (NEU K02225, K02227, K02228), $2n = 16$.
7. E., Hu., versant sud de la Sierra Negra, 2100 m (70-1868), $2n = 16$.
8. F., H.-P., entre le Pic Rond et le Tapou, Vallée d'Ossoue, 2100 m (NEU K02244), $2n = 16$.

Le protologue du *R. pyrenaicus*, spécifiant "habitat in Pyrenaeis", ne laisse aucun doute quant à l'origine pyrénéenne de la plante décrite dans la "Mantissa Altera". La photocopie du type de l'herbier de Linné, montrant deux petits individus (7 et 8 cm), uniflores, à 1 respectivement 2 feuilles caulinaires très étroites, en fait foi.

Le *R. pyrenaicus* tel que nous l'entendons ici est un endémique strictement pyrénéen. Silicicole préférent, mais non exclusif, il abonde dans les pelouses acidophiles des contreforts les plus orientaux des Pyrénées aux régions centrales de la chaîne. Dans les Pyrénées occidentales en revanche, la raréfaction des roches cristallines, conjointement avec l'abaissement des sommets, le rend plus sporadique.

Trois variétés ont été reconnues dans les Pyrénées, à savoir les var. *angustifolius* (DC.) Schultz, *plantagineus* (All.) DC. et *bupleurifolius* Lapeyr., mais à notre avis la réputation de plante variable attribuée au *R. pyrenaicus* tient à la confusion que plusieurs auteurs ont faite avec d'autres taxons et en particulier avec le *R. angustifolius* que nous considérons comme une bonne espèce. D'autre part le var. *plantagineus* qui vraisemblablement n'existe pas aux Pyrénées, a sans doute été confondu avec les formes les plus robustes de l'un ou l'autre des *R. pyrenaicus* et *R. angustifolius* ou, ce qui reste à démontrer, avec des taxons hybridogènes issus de croisements entre le *R. pyrenaicus* et le *R. angustifolius* ou le *R. amplexicaulis*. En effet, parmi les nombreux exsiccata que nous avons consultés (G, M, MARS, MPU, NEU, TLA) les seuls échantillons à morphologie intermédiaire entre les *R. pyrenaicus* et *R. plantagineus* ont été récoltés dans des stations où croissent deux espèces: à la Coumély (H.-P., près de Gèdre) et au Pic du Midi de Bigorre où le *R. pyrenaicus* côtoie le *R. amplexicaulis*, enfin au Canigou sur le Pla de Cady où la Renoncule des Pyrénées voisine avec le *R. angustifolius* [P.-O., Canigou, 1825, Audibert & Requien (MPU)]. Quant au var. *bupleurifolius* que Lapeyrouse (1813) définit par "*Ranunculus foliis lanceolato-acutis, parallelonervosis, sessilibus*", il est fondé sur un type hétérogène [Bauzeille de Paillères, Lapeyrouse (TLA)]. En effet, 4 échantillons (que nous avons numérotés de 1-4 sur la planche originale) correspondent incontestablement au *R. angustifolius* DC. Deux autres individus (numérotés de 5-6) appartiennent à une forme particulière du *R. pyrenaicus* offrant des feuilles un peu plus larges que le type, fusiformes, une tige souvent un peu genouillée et des carpelles un peu plus nombreux. C'est aux individus 5 et 6 que devrait donc rester attachée l'épithète *bupleurifolius* qui recouvre par ailleurs un taxon sans grande signification et qui se rencontre le plus souvent avec le type. Remarquons toutefois que toutes nos observations de cette forme ont été réalisées dans des pelouses à *Festuca eskia*.

En définitive, le *R. pyrenaicus* pris dans son sens étroit est une espèce peu variable, sinon dans son port, du moins dans ses caractères qualitatifs. Les variations que nous avons observées, concernant essentiellement les dimensions des fleurs, la hauteur et la ramification des tiges, sont en relation étroite avec la nature du substrat. Les sols azotés ou aérés par quelque action zoo- ou anthropogène ont une influence favorable sur la fertilité, du gynécée en particulier dont les carpelles deviennent beaucoup plus nombreux.

Au point de vue écologique, les stations favorites du *R. pyrenaicus* dans les Pyrénées orientales se localisent sur la bordure des combes à neige abritant l'association à *Trifolium alpinum* et *Phleum gerardii* (Braun-Blanquet, 1948). Ce groupement ceinture les associations franchement chionophiles occupant le fond des dépressions et opère la transition avec les pelouses méso-xérophiles à *Festuca eskia*. Si dans la partie centrale de la chaîne, le *R. pyrenaicus* manifeste les mêmes exigences écologiques, le climat général plus frais lui permet de participer à la composition floristique de groupements plus variés. Nègre (1969) l'établit à juste titre comme caractéristique des pelouses à *Festuca eskia* et *Selinum pyrenaicum* (*Ranunculo-Festucetum eskiae*) qui couvrent d'un gazon souvent continu les versants en toute exposition sur "tous les substrats, pourvu qu'ils ne soient pas calcaires" (Nègre,

l.c.). Notons cependant que Nègre cite le *R. pyrenaeus* var. *angustifolius* dans ses relevés alors que de toute évidence c'est du type qu'il s'agit. Cette précision a une certaine importance au point de vue phytosociologique, le *R. angustifolius* étant inféodé aux pelouses à *Carex fusca*, qui entrent dans une tout autre classe (Scheuchzerio-Caricetea fuscae).

Sur la base des résultats cytologiques intéressant des populations disséminées dans toute l'aire, nous nous croyons autorisé à conclure que le *R. pyrenaeus* est diploïde dans l'ensemble de son aire. Nos observations cytologiques ayant été effectuées sur des mitoses de pièces florales ou de racines, fixées "in situ" sans prétraitement, il ne nous est pas possible de dessiner le caryogramme. Elles sont cependant suffisamment précises pour nous permettre de définir la formule chromosomique gamétique qui s'énonce comme suit:

$$1M + 3m + 1(sm - st) + 1st + 1t + 1t^{sat}.$$

Description

Géophyte à racines fasciculées, épaisses, charnues, toutes semblables; souche surmontée d'un réseau fibrilleux, dense, épais, entourant la base des gaines foliaires. Tige dressée, de 4 à 15 cm, ordinairement simple ou un peu rameuse supérieurement, uniflore ou plus rarement pauciflore (1- à 4-flore), (1-)2- à 4-feuillée. Feuilles radicales 3 à 8, dressées ou dressées-étalées, à limbe sublinéaire ou étroitement lancéolé [2 à 6(-8) mm de large], à marge involutée, entier, poilu ou glabrescent à la face supérieure, glabre à la face inférieure, atténué en un pétiole court, à nervures parallèles serrées, nombreuses, peu saillantes; pétiole élargi en une gaine blanchâtre semi-amplexicaule (au moins à la base), 1 à 4 fois plus court que le limbe. Tige 1-flore pourvue de 2 à 4(-6) feuilles caulinaires sublinéaires, un peu élargies à la base, généralement toutes insérées dans la moitié supérieure de la tige, l'inférieure relativement longue [(1-)1.5 à 4(-5) cm]; ou tige pluriflore 3 à 5-feuillée, mais dans ce cas les feuilles radicales ne dépassent pas 6 à 8 mm de large. Pédoncules floraux velut-laineux à tomenteux-blanchâtres sous les sépales. Fleurs grandes [1.5 à 3(-4) cm de diamètre], blanches; calice à 5 sépales (3-)5- à 10-nervés, vert pâle à fauve, rarement un peu rougeâtres; pétales 5 (rarement 6 à 12) tous bien conformés; étamines nombreuses (40 à 140) à anthère relativement grande [(1-)1.5 à 2.4 mm]; pollen régulier (pl. Va); carpelles en tête sphérique à ovoïde-conique, peu nombreux [(15-)20 à 40(-80)], petits (2.3-2.8 mm de haut, rostre compris), ovoïdes, marqués d'une ligne saillante sur les faces ventrale et dorsale, lisses sur les côtés, à bec court (0.4 à 0.7 mm), dressé, un peu crochu au sommet (fig. 31a).

Ranunculus angustifolius DC., Rapp. Voy. Bot. 1: 78. 1808.

Ranunculus angustifolius var. *angustifolius*

1. F., P.-O., entre la Serra de Maury et le Pic de Terres, 2280 m (NEU K02170), 2n = 16.
2. F., P.-O., Superbolquères, 1800 m (NEU K02169), 2n = 16.

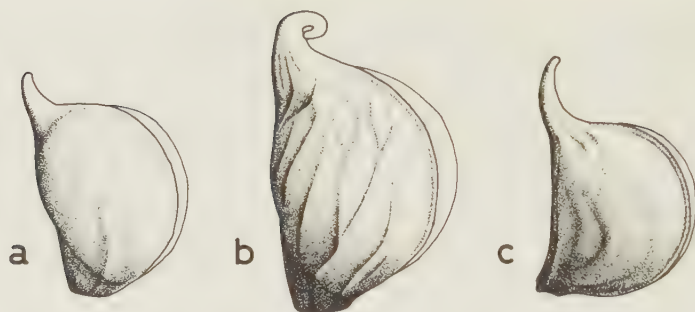


Fig. 31. — Carpelles des *Ranunculus pyrenaicus* (a), *Ranunculus plantagineus* (b) et *Ranunculus angustifolius* (c).

Ranunculus angustifolius var. *uniflorus*

3. E., Gr., Sierra Nevada, Laguna de las Yeguas, 3000 m (NEU K02173), $2n = 16$.
4. E., Gr., Sierra Nevada, Prado Llano, versant NW du Picacho de Veleta, 2700 m (NEU K02174), $2n = 16$.

Le *R. angustifolius* compte parmi les espèces pyrénéennes les plus mal connues et dont le statut a été le plus controversé. Décrit en 1808 nous croyons bon d'en rappeler la diagnose telle que l'a établie De Candolle: "Foliis lineari-lanceolatis nervosis acutis glabris, caule erecto apice subramoso glaberrimo multifloro". L'illustre auteur genevois ajoutait encore "elle croît dans les lieux humides près Mt-Louis". Les critères morphologiques invoqués, les indications écologiques et géographiques — le *R. pyrenaicus* ne descendant qu'exceptionnellement sur le plateau cerdan — ne laissent aucun doute quant à l'identité de la plante qu'avait en vue De Candolle. Seule l'épithète *angustifolius* était mal choisie puisque le taxon pyrénéen avec lequel il a été confondu, à savoir le *R. pyrenaicus*, offre en fait des feuilles plus étroites. Ce détail devait être la source de nombreux malentendus et la raison même de l'oubli partiel dans lequel est tombé le *R. angustifolius*. A l'instar de nombreux auteurs pyrénéens, nous nous sommes trompé dans nos premières identifications ce qui nous a conduit dans un travail précédent (Favarger & Küpfer, 1968) à inclure le *R. angustifolius* dans le type de l'espèce linnéenne *R. pyrenaicus*. Or, nos nouvelles recherches devaient démontrer clairement que les deux espèces n'étaient pas conspécifiques, mais au contraire tout à fait indépendantes sous le triple point de vue de la morphologie, de l'écologie et de la chorologie.

Rares furent les auteurs à admettre le taxon de Candolle comme bonne espèce. Peu après sa définition, il devait être dégradé au rang de variété [*R. pyrenaicus* var. *angustifolius* (DC.) F.W. Schultz] avant d'être partiellement réhabilité par Rouy & Foucaud (1893, vol. 1: 81) qui le subordonnaient à titre de sous-espèce au même *R. pyrenaicus*. Coste (1900, vol. 1: 23) pour sa part ne cite que très brièvement le *R. angustifolius* en parlant des variations du *R. pyrenaicus*. Tutin (in Tutin & al., 1964) enfin ne le mentionne que comme synonyme du *R. pyrenaicus* subsp. *pyrenaicus*.

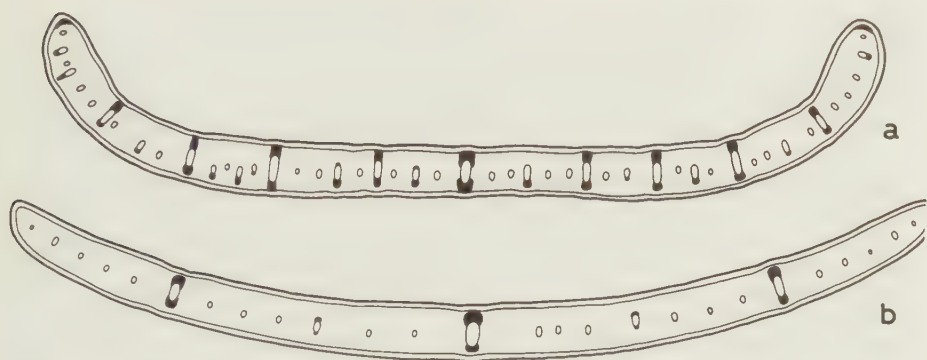


Fig. 32. — Anatomie foliaire des *Ranunculus pyrenaeus* (a) et *Ranunculus angustifolius* (b) [la face adlibérienne est placée en bas].

Un autre épisode de la controverse ayant entouré le *R. angustifolius* surgit à propos de l'espèce névadéenne décrite par Bory (1820) sous le nom de *R. alismoides*. En 1824, Candolle se demandait déjà si l'espèce de Bory ne devrait pas être rapportée au *R. angustifolius*. Quelques années plus tard, Boissier (1839) reprenant l'hypothèse de Candolle nommera le taxon bétique *R. angustifolius* var. *uniflorus* (= *R. alismoides* Bory) en soulignant, fort à propos, les nombreux caractères communs aux sippes névadéenne et pyrénéenne-orientale. Beaucoup plus récemment Bolos & Font Quer (1962) ont rétabli l'épithète *alismoides* en lui assignant le rang de sous-espèce du *R. pyrenaeus* s.l.

Le *R. angustifolius* diffère du *R. pyrenaeus* essentiellement par sa glabrité complète (gaines, feuilles, pédoncules, réceptacles), ne souffrant aucune exception, par ses feuilles relativement larges et par ses carpelles à rostre assez long et presque droit (fig. 31c). Enfin, le réseau de fibres qui surmonte la souche et provient de la destruction des feuilles est plus lâche chez le *R. angustifolius* que chez le *R. pyrenaeus*, ce qui est en relation avec une lignification moins prononcée de la vascularisation. En effet, si l'on prend soin de comparer des feuilles de même dimension et de même âge (par exemple la feuille radicale la plus externe d'un individu séché au début de l'anthèse) le nombre de faisceaux libéro-ligneux coiffés de sclérenchyme est plus élevé chez le *R. pyrenaeus* que chez le *R. angustifolius* (fig. 32).

Le *R. angustifolius* est une espèce très constante dans tous ses caractères qualitatifs. Seules varient la dimension des hampes florales et leur ramification. Les exemplaires les plus robustes, coïncidant avec le type de l'herbier de Candolle, proviennent des prairies marécageuses à *Caltha palustris* comprises dans le triangle délimité par Font Romeu, Mt-Louis et Les Bouillouses (1700 à 1900 m). C'est aussi au type que se rapportent les exsiccata n° 4364 distribués par Sennen (1926) sous le nom de *R. angustifolius* var. *longifolius* Sennen. Aux altitudes supérieures (par exemple entre 1900 et 2400 m aux Péric, Puymorens, Circ dels Pessons) les individus sont uniflores et ne dépassent pas une dizaine de cm [voir les exsiccata de Sennen portant le nom de *R. naudoii* Sennen: Cerdagne, Les Bouillouses, sites tourbeux humides, vers 2000 m, 1927, Sennen, Pl. Espagne n° 6038 (G)]. Ce sont de ces échantillons que se rapprochent le plus les plantes de Sierra Nevada dont certains individus se distin-

guent à peine de la sippe pyrénéenne. Aussi nous adoptons entièrement les vues de Boissier (l.c.) et proposons de maintenir le nom de *R. angustifolius* var. *uniflorus* Boiss. pour le taxon névadéen.

Contrairement aux indications de la plupart des flores, le *R. angustifolius* ne semble pas se trouver à l'ouest de l'Andorre; toutes les localités où nous l'avons observé "in situ" ou en herbier sont concentrées à l'est d'une ligne passant par Axles-Thermes et Andorre-la-Vieille (fig. 29a). Il faut cependant reconnaître que les montagnes comprises entre le Montcalm et le Port de Fontargenté ont été peu prospectées et que le *R. angustifolius* s'y trouve peut-être. Rouy & Foucaud (l.c.) le mentionnent dans le Val d'Esquierry sur la base de récoltes de Zetterstedt. Or, les échantillons conservés à Montpellier de l'herbier de Zetterstedt [H.-G., Esquierry, 6.1856, *Herbier Zetterstedt*, *Herbier Planchon* (MPU)] sont en fait du *R. pyrenaicus* très typique. Même si nous n'avons pas l'assurance que les échantillons de Montpellier sont ceux auxquels se réfèrent Rouy & Foucaud, force est de reconnaître que Zetterstedt confondait le *R. pyrenaicus* type avec le *R. angustifolius*. Tout porte à croire que Gautier (1897-1898) dans les Pyrénées-Orientales confondait lui aussi les deux taxons. Il indique à propos du var. *angustifolius* (DC.) F. W. Schultz "avec le type, mais plus abondant; très rare dans le massif du Carlitte et les vallées voisines de l'Andorre". En réalité la situation est inverse; le *R. angustifolius* n'est nulle part aussi abondant qu'autour des nombreux étangs du massif Carlitte-Péric ou du Circ dels Pessons (Andorre) alors que dans les autres régions c'est le *R. pyrenaicus* qui semble dominer.

La spécialisation écologique du *R. angustifolius* est très stricte puisqu'il est étroitement lié aux marécages et aux prairies tourbeuses. Ses stations les plus caractéristiques se situent sur les plages d'atterrissement cernant les petits lacs glaciaires qui jalonnent les massifs du Carlitte et du Péric. Il participe à des groupements de transition qui succèdent dans le temps aux stades pionniers à *Carex rostrata* et *Eriophorum angustifolium* (Péric), plus rarement à *Menyanthes trifoliata* (Puymorens) ou à *Sparganium borderei* et *Carex rostrata* (Port de Pailhères) et précèdent l'association à *Nardus stricta* et *Selinum pyrenaicum*, moins hygrophile, dans laquelle s'avance le *R. pyrenaicus*. Le groupement qui l'héberge au Col de Puymorens occupe une surface particulièrement grande, très pauvre au point de vue floristique, le tapis de *Carex fusca* recouvrant souvent plus de 80% du sol. A côté des *R. angustifolius* et *Carex fusca*, nous avons noté *Pinguicula vulgaris*, *Viola palustris*, *Carex echinata*. Le *R. angustifolius* var. *uniflorus*, névadéen, offre les mêmes exigences écologiques que la sippe pyrénéenne. Il colonise exclusivement les groupements méso-à hygrophiles de l'étage altimontain. A la Laguna de las Yeguas, ses voisins immédiats étaient les *Carex intricata*, très affine du *Carex fusca*, *Nardus stricta*, *Gentiana nevadensis*, *Leontodon microcephalus* et *Ranunculus acetosellifolius*. Au Prado Llano, il participait à un groupement plus hygrophile où les espèces dominantes étaient les *Carex intricata*, *Carex stellulata*, *Carex leporina*, *Viola palustris*, *Cerastium ceras-tioides*.

Les critères cytologiques ne sont d'aucune utilité pour séparer le *R. angustifolius* des espèces affines. Dans les quatre stations où nous l'avons étudié, le *R. angustifolius* est diploïde. Les plantes de Superbolquères correspondaient aux formes les plus robustes (pl. IVc), alors que celles de la Serra de Maury étaient uniflores. Pour autant que l'on puisse en juger sur des mitoses de l'ovaire, le caryotype du *R. angustifolius* paraît très proche de celui du *R. pyrenaicus*, sa formule chromosomique ayant la même expression:

$$1M + 3m + 1(sm - st) + 1st + 1t + 1t^{sat}.$$

L'inextricable confusion taxonomique qui se reflète autant dans la bibliographie qu'en herbier nous a engagé à compléter la diagnose originale. La description que nous donnons ci-dessous est fondée sur le type de l'herbier de Candolle [P.-O., env. de Mt Louis, 7.1807, *De Candolle* (G)] et sur nos propres exsiccata.

Géophyte à racines fasciculées, épaisses-charnues, toutes semblables; souche surmontée d'un réseau fibrilleux lâche. Plante entièrement glabre (gainnes foliaires, feuilles, pédoncules floraux, sépales, réceptacles). Tige dressée, de 5 à 15(-22) cm, ordinairement simple ou peu rameuse supérieurement, uniflore ou pauciflore [1 à 3 (-8)-flore], peu feuillée. Feuilles radicales 3 à 6, à limbe étalé ou étalé-dressé, linéaire-lancéolé [2.5 à 5(-9) × 0.3 à 0.8(-1) cm], entier, strié longitudinalement par 3 à 5(-7) nervures principales, parallèles, saillantes en-dessous (surtout sur le sec), alternant avec 2(-4) nervures secondaires peu apparentes; limbe graduellement rétréci jusqu'au niveau de la tige, puis dilaté en une longue gaine membraneuse, blanchâtre, semi-amplexicaule, 1 à 2 fois plus courte que le limbe; feuilles caulinaires 1 ou 2, linéaires, l'inférieure insérée au milieu de la tige, courte [0.8 à 2.5(-4.5) cm], la supérieure très réduite (0 à 4 mm) un peu plus grande lorsqu'elle axille un axe secondaire. Fleurs relativement petites [1.4 à 2(-3) cm de diamètre]; calice à 5 sépales 3 à 5-nervés, ordinairement lavés de brun-rouge à l'extrémité; corolle régulière à 5 pétales oblongs-obtus à subtronqués; fossette nectarifère nue (sur les fleurs les plus petites) ou recouverte d'une squamule oblongue, généralement bidentée, d'autant plus développée que le pétale est plus grand; anthères petites [0.7 à 1.1(-1.5) mm], 2 à 3 fois plus courtes que le filet; pollen régulier; akènes peu nombreux (12 à 25), en tête subglobuleuse, petits (2.1 à 2.8 mm de haut, rostre compris), carénés sur les faces ventrale et dorsale, finement nervés sur les côtés, à bec relativement long (0.6 à 0.9 mm), dressé-incurvé (fig. 31c). Floraison de juin à août.

Le var. *uniflorus* Boiss. diffère du type par son port plus bas, 1.5 à 6 cm parfois jusqu'à 9 cm pour les individus en fruit et par ses hampes 0 à 1-feuillées, toujours uniflores et à fleurs petites (1 à 1.6 cm de diamètre).

***Ranunculus plantagineus* All., Fl. Pedem. 2: 48. 1785.**

Si la diagnose du *R. plantagineus* est très succincte, ne mentionnant guère que la synonymie, le protologue donne cependant deux renseignements qui permettent de se faire une idée correcte de la plante qu'Allioni (1785) avait en main. D'une part, il précise que le *R. plantagineus* est fréquent dans la région du Mt Cenis; d'autre part, il contient une illustration figurant une plante robuste, multiflore (4-flore) et à larges feuilles lancéolées. Depuis la publication originale de "Flora Pedemontana", l'épithète *plantagineus* est restée attachée aux seules formes luxuriantes du *R. pyrenaicus* s.l., mais en réalité le taxon d'Allioni devrait comprendre l'ensemble des populations alpiennes. Les caractères propres à la sippe alpine sont principalement le nombre réduit de feuilles caulinaires, 0 à 1 sur les individus uniflores, et les carpelles à faces latérales nervées-réticulées (fig. 31b). Si l'on ajoute à cela que les feuilles sont ordinairement plus larges et à limbe toujours glabre (au moins sur les échantillons que nous avons vus), on conviendra que la sippe alpine mérite un statut indépendant de celui du *R. pyrenaicus* s.str. Dans cette acception, déjà admise pour les populations autrichiennes par Dalla Torre & Sarnthein (1909), le *R.*

plantagineus est un endémique panalpien qui s'observe dans les Alpes ligures et provençales, se retrouve à travers toute la chaîne principale jusqu'en Carinthie et débordé sur les Préalpes occidentales, et septentrionales (fig. 34). Afin d'éviter des redites, les données cytologiques publiées à ce jour, déjà nombreuses, et nos résultats inédits seront présentés sous forme de tableau.

Origine du matériel	Auteurs	2n
1. CH., Vs., Grand St.-Bernard	Langlet (1932)	32
2. I., Aoste, Col de la Fenêtre de Champorcher, 2200 m . . .	Favarger (1965a)	32
3. F., région du Lautaret et département des Hautes-Alpes	Favarger (1965a)	32
4. F., Var, La Chens	Guinochet (1967)	16
5. F., H.-A., Col Tronchet, 2650 m	Favarger (1969)	c. 32
6. F., Isère, Vercors méridional, 1500 m	Ritter (1972c)	16
7. F., Var, La Chens, versant ouest, 1650 m (NEU K02237)	Küpfer	16
8. F., Var, Mourre de Chanier, versant NW, 1860 m (NEU K02238)	Küpfer	16
9. F., A.-M., Mont Mounier, Col de Crous, 2200 m (NEU K02239, K02242)	Küpfer	16
10. F., Isère, W du Grand Veymont, combe au N de Bonneveau, 1680 m (NEU K02241)	Küpfer	16
11. F., A.-M., Haut-Boréon, entre les Lacs des Sagnes et de l'Agnel, 2430 m (NEU K02235)	Küpfer	32
12. F., A.-M., Col des Champs, 2000 m (leg. L. Borel, 72-1520)	Küpfer	32
13. F., B.-A., Les Trois-Evêchés, versant SE, 2150 m (71-1766)	Küpfer	32
14. F., A.-M., Col de la Cayolle, 2320 m (NEU K02230) . . .	Küpfer	32
15. F., B.-A., Col de la Cayolle, 2100 m (leg. L. Borel, NEU K02234)	Küpfer	32
16. F., B.-A., Col de Vars, 2100 m (72-1353)	Küpfer	32
17. F., H.-A., Queyras, Vallée du Cristillan, Bois Noir, 2000 m (NEU K02232, K02236)	Küpfer	32
18. F., Savoie, Galibier, versant N, 2430 m (72-1603)	Küpfer	32
19. CH., Vs., Simplon, au-dessus de l'Hospice, 2000 m (leg. C. Favarger, 70-1709)	Küpfer	32
20. CH., Vs., Zwischbergental, entre Bifig et Stube, 1800 m (NEU K02231)	Küpfer	32
21. CH., VS., Petit-Pré sur Ovronnaz, 2000 m (NEU K02233)	Küpfer	32

Tableau 8. — Données cytologiques relatives au *Ranunculus plantagineus*.

La découverte de deux races chromosomiques nous a incité à rechercher entre elles d'éventuelles différences morphologiques. Le critère qui s'est révélé le plus intéressant et d'utilisation facile touche à la fertilité du gynécée et de l'androcée. En effet, dans les Alpes centrales où le *R. plantagineus* est toujours tétraploïde, notre attention avait été attirée sur la fréquence élevée (20 à 100%) de carpelles avortés à la maturité de l'infrutescence. En revanche, dans les populations diploïdes des Alpes de Provence, la proportion tombe entre 0 et 10%. Seules des conditions externes défavorables (parasites, gel ou déficit hydrique au moment de la méiose ou de la fécondation) peuvent induire une stérilité plus prononcée, mais toujours

limitée à un ou deux individus. Ces observations nous ont laissé penser que l'avortement des carpelles dépendait de facteurs internes, génétiques, qui devaient aussi avoir des répercussions sur la microsporogénèse. L'étude du pollen démontre le bien-fondé de cette hypothèse.

Le pollen frais ou prélevé sur des exsiccata a été monté dans la fuchsine acide selon la méthode préconisée par Hrishi & Müntzing (1960). Dans ce milieu, les microspores pourvues de cytoplasme deviennent, en quelques minutes turgescentes et fortement colorées. La fuchsine, pénétrant par les ouvertures, colore en premier lieu les secteurs proches des sillons et permet ainsi de compter sans difficultés le nombre de colpus, pour autant que l'on prenne soin d'examiner la préparation sitôt après le montage. Le contrôle du pollen de tous les échantillons dont nous connaissions le nombre chromosomique nous a montré qu'il existe une relation étroite entre la fertilité du pollen et la valence chromosomique (fig. 33). Ainsi les taxons diploïdes (*R. pyrenaeus*, *R. angustifolius*, *R. amplexicaulis*, sippe diploïde du *R. plantagineus*) présentent tous un pollen régulier, ellipsoïdal à subsphérique, à 3 sillons longitudinaux (tri-colpé) et de dimensions constantes (pl. Va). En revanche, chez les individus tétraploïdes, 50 à 80% des grains de pollen ne se colorent pas au contact de la fuchsine. De plus, parmi les grains colorés que nous avons considérés comme normaux ou viables, nombreux étaient ceux qui montraient soit un cytoplasme hétérogène, granuleux, soit un nombre supérieur d'ouvertures (4 à 6, pl. Vc). A titre de comparaison nous avons étudié le pollen de l'hybride diploïde *R. parnassifolius* subsp. *parnassifolius* × *R. pyrenaeus* [= *R. luizetii*] (pl. Vb). Les différences morphologiques très accusées entre les deux parents ne se traduisent pas par une stérilité marquée du descendant, bien au contraire. Non seulement le pollen du *R. luizetii* est régulier dans une proportion supérieure à 90%, mais encore l'hybride porte des fruits. Des observations analogues ont été réalisées sur l'hybride expérimental *R. amplexicaulis* × *R. angustifolius*.

Les résultats de notre enquête, que nous avons étendue à d'autres populations alpiennes dont nous ne connaissions pas la valence chromosomique, sont consignés sur les figures 33 et 34. Il en ressort que les pourcentages de grains anormaux chez le tétraploïde sont bien distincts de ceux relatifs au diploïde, les cas douteux, intermédiaires (70 à 85% de microspores normales) sont très rares. Chaque donnée résulte de la moyenne de deux valeurs obtenues sur deux individus différents de la même population, cela afin d'éviter qu'un accident individuel (trouble physiologique dû à des facteurs externes) soit mal interprété. Dans la pratique, de tels cas sont d'ailleurs très rares. Les seuls résultats ambigus que nous ayons obtenus proviennent de la région du Col des Champs (A.-M.). La vérification cytologique effectuée sur un échantillon prélevé dans cette localité nous a donné $2n = 32$ chromosomes ($4x$), l'exsiccatum témoin offrant bien une forte proportion de microspores avortées (60%). En revanche, dans d'autres plantes d'herbier provenant de la même région, ce pourcentage variait entre 70 et 15%; le nombre inférieur, qui entre dans l'intervalle de valeurs réservé au diploïde, est difficile à interpréter. Peut-être sommes-nous là dans une zone de contact entre les aires respectives des sippes diploïdes et tétraploïde; la population du Col des Champs serait alors hétérogène. Géographiquement parlant cette hypothèse est en tout cas vraisemblable.

La stérilité partielle des anthères et des carpelles, constatée chez le tétraploïde, laissait penser qu'un déséquilibre génétique était à l'origine de l'irrégularité de la méiose, elle-même responsable de la dégénérescence des gamètes. Aussi avons-nous tenté, à plusieurs reprises, d'étudier les différentes étapes de la microsporogénèse,

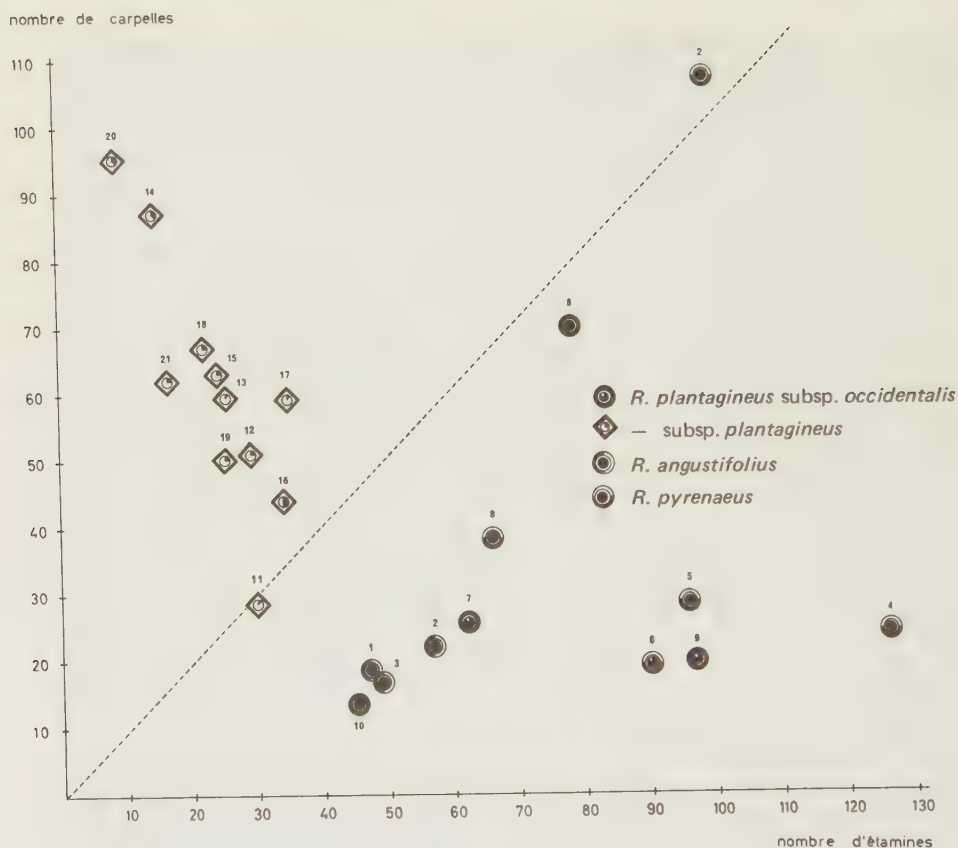


Fig. 33. — Diagramme montrant la corrélation entre la valence chromosomique, le rapport nombre d'étamines/nombre de carpelles et la fertilité pollinique chez divers *Ranunculus* de la section *Ranuncella*. Les cercles et les carrés représentent les sippes diploïdes, respectivement tétraploïdes. La numérotation des symboles coïncide avec celle des populations des différents taxons. (Dans les symboles, le secteur noir du cercle central représente la proportion de microspores fertiles.)

portant une attention spéciale à la syndèse prophasique. Malheureusement, les fixations sont rendues très difficiles par la précocité de la méiose qui se déroule alors que les boutons sont encore dans les gaines foliaires. Même de jeunes boutons prélevés "in situ", dans une population encore recouverte par quelque 30 cm de neige et de glace (la station n'avait pas été déneigée depuis l'hiver), offraient déjà des microspores à un, voire deux noyaux. Les seules images de diacinèse que nous ayons vues n'étaient pas assez claires pour nous permettre d'établir en toute sécurité les nombres respectifs de bivalents et de multivalents. Les associations de chromosomes forment des figures de tailles très différentes, compliquées par de

nombreux chiasma qui rendent leur interprétation difficile. Nous croyons cependant pouvoir assurer que l'irrégularité des microspores est provoquée par une fréquence élevée de multivalents.

La stérilité accentuée du gynécée, que l'on doit sans doute imputer aux mêmes troubles méiotiques perturbant la microsporogénèse, est compensée, en partie tout au moins, par l'augmentation du nombre des carpelles dont le nombre moyen passe de 25 environ chez le diploïde à une soixantaine chez le tétraploïde. L'androcée subit une modification inverse, le nombre d'étamines diminuant notablement chez le tétraploïde. La variation entre le nombre des feuilles carpellaires et staminales, illustrée par la figure 33, est particulièrement sensible dans le rapport nombre d'étamines/nombre de carpelles. Chez le diploïde, ce rapport tombe rarement au voisinage de 1, alors que chez le tétraploïde il est, dans la majorité des cas, inférieur à cette valeur. Les cas ambigus s'observent en règle générale chez les individus diploïdes les plus robustes, croissant sur des sols riches en azote. En effet, la fumure paraît favorable au développement du gynécée dont le nombre de carpelles peut dans ces conditions atteindre la centaine sans que le nombre d'étamines en soit augmenté pour autant. Chez le tétraploïde, les rapports supérieurs à 1 sont obtenus chez les individus chétifs, uniflores, à habitus de diploïde, mais dans ce cas le pourcentage de microspores ou de carpelles avortés permettra toujours de démontrer qu'il s'agit d'un polyploïde.

Un dernier critère morphologique pour séparer les deux cytotypes, facilement discernable sur le terrain, mais plus difficile à saisir en herbier, est l'irrégularité de la corolle chez le tétraploïde. En effet, lorsque l'on prélève des échantillons dans une population en vue de les sécher, on prend soin de choisir les plus beaux individus, renonçant aux plantes n'offrant qu'un ou deux pétales. Personnellement, nous sommes tombé dans le même travers; nos exsiccata récoltés sur la chaîne principale des Alpes offrent presque tous des corolles à peu près régulières. Pourtant, lorsqu'on a la chance de voir l'aspect vernal des combes à neige du Mt La Chens ou du Vercors, colonisées par la sippe diploïde, on se rend compte immédiatement que la physiologie des groupements centro-alpiens homologues est complètement différente. On cherchera en vain, dans les Alpes centrales, des nardaias offrant le tapis ininterrompu de corolles blanches si caractéristiques des Préalpes provençales. Ce phénomène n'est pas dû à une densité plus faible des populations tétraploïdes, mais à l'avortement d'une partie des pétales et même des étamines au profit du gynécée, les fleurs devenant ainsi plus discrètes.

Les caractères morphologiques respectifs des deux sippes paraissent suffisamment tranchés pour nous autoriser à distinguer au sein du *R. plantagineus* deux sous-espèces. Les données chorologiques et iconographiques du protologue d'Allioni (l.c.) indiquent clairement que le type de l'espèce appartient à la sippe tétraploïde. Nous proposons d'en détacher le taxon diploïde sous le nom de subsp. *occidentalis*. Sa distribution paraît, dans l'état actuel de nos connaissances, plus occidentale que celle du type. Si l'habitus du subsp. *occidentalis* est très constant, il en va tout autrement du subsp. *plantagineus*. A côté du f. *apetalus* Rikli qui représente la forme la plus extrême que peut atteindre la dégénérescence de la corolle, les variations morphologiques les plus remarquables ont trait au port. Les individus les plus grêles ne dépassent guère 5 cm (pl. IVb), sont uniflores et à feuilles étroites (3 à 5 mm). Les formes les plus robustes atteignent en revanche quelque 30 cm, voire plus. Parallèlement à l'accroissement de la hauteur, les feuilles radicales et caulinaires s'élargissent et présentent alors fréquemment 1 à plusieurs fortes dents (pl. IIIa).

Les formes à feuilles dentées ont été baptisées var. *lacerus* Gaudin ou var. *laceratus* Burnat. A ce propos, il convient de préciser que le *R. pyrenaeus* var. *lacerus* (Bellardi) Gaudin, antérieur au taxon décrit par Burnat (1892), est un "nomen ambiguum" et doit être rejeté. En effet, Gaudin (1828, vol. 3: 534), dans la synonymie du var. *lacerus*, cite deux ouvrages. Le premier a trait à l'"Historia stirpium..." de Haller (1768, vol. 2: 73, n° 1180) dans lequel est signalé, sans doute pour la première fois, une Renoncule à feuilles dentées apparentée au *R. pyrenaeus*. Il est très significatif de noter que Haller s'interroge déjà sur l'origine et les affinités de cette plante. S'agit-il d'un taxon hybridogène (*R. pyrenaeus* × *R. aconitifolius*) ou au contraire d'une forme particulière du *R. pyrenaeus*? Aujourd'hui, nous croyons pouvoir affirmer que la Renoncule dont parle Haller, récoltée "in monte Mille supra vallem Bagnes" (CH., Valais) se rapporte bien à la variété à feuilles incisées du *R. plantagineus*, l'hybride susmentionné n'existant pas en Suisse. La deuxième référence concerne le *R. lacer* Bellardi (= *R. lacerus* Bellardi) pour lequel Burnat (l.c.) a démontré d'une manière rigoureuse qu'il s'agissait de l'hybride *R. aconitifolius* × *R. pyrenaeus*. Si à la suite de nos observations nous pouvons préciser que le *R. lacer* résulte du croisement *R. aconitifolius* × *R. plantagineus* subsp. *occidentalis*, notre rectification n'enlève rien au bien-fondé de l'opinion de Burnat.

Les critères évoqués ci-dessus pour séparer les deux sous-espèces permettent de distinguer aisément sur les échantillons d'herbier les sippes diploïde et tétraploïde. L'étude de nombreux exsiccata conservés à Munich (M), Genève (G), Marseille (MARS), Trieste (TSB), Neuchâtel (NEU), Montpellier (MPU) nous a permis de définir d'une manière assez précise la distribution des deux cytotypes. Le subsp. *occidentalis* occupe une aire disjointe qui va des Alpes ligures aux Alpes de Provence et aux Préalpes occidentales (fig. 34). Remarquons que dans le Vercors méridional où le résultat de Ritter (1972b), confirmé par nos propres recherches, a révélé la présence de la race diploïde, le subsp. *occidentalis* se trouve peut-être en compétition avec le subsp. *plantagineus*. En effet, un échantillon du Plateau de Beurre [Drôme (MARS)] s'est trouvé avoir l'habitus et le pollen de la sippe tétraploïde (indication non portée sur la figure 34, car elle demande encore confirmation) alors que le diploïde se rencontre dans des localités très proches (Rousset, Grand-Veymont). Enfin, sur la chaîne principale, l'aire du diploïde est étranglée par l'avance du tétraploïde vers le sud, la limite se situant au voisinage du Col de Tende. Le subsp. *plantagineus* pour sa part couvre un vaste territoire allant des Alpes-Maritimes au Tyrol oriental. L'espèce collective *R. plantagineus* constitue donc un nouvel exemple de pseudo-vicariance occidentale-orientale (Favarger, 1962b).

Un problème intéressant est soulevé par les quelques rares populations corses. Se fondant sur des indications de Foucaud (1900), Briquet (1910) cite deux stations, entre le Cinto et le Rotondo, et bien qu'il ne semble pas avoir vu les échantillons originaux, il précise que la forme corse appartient au var. *bupleurifolius* Lapeyr. dont il donne la description suivante: "feuilles étroitement lanceolées ou sublinéaires-lanceolées; tige généralement 1-pauciflore". Nous fondant sur cette description, Favarger et nous-même (Favarger & Küpfer, 1968) avons émis l'hypothèse que les plantes corses devaient être diploïdes. Récemment, Gamisans (1970) a découvert une nouvelle population dans le massif de l'Incudine et l'a identifiée comme appartenant au subsp. *plantagineus*. Grâce à la complaisance de l'auteur français, nous avons pu consulter son matériel. Les individus de la Punta di Bocca d'Oro offrent un port élevé (20 cm environ), des tiges rameuses et, ce qui nous paraît très significatif, une proportion voisine de 50% de carpelles avortés. Malheureusement les

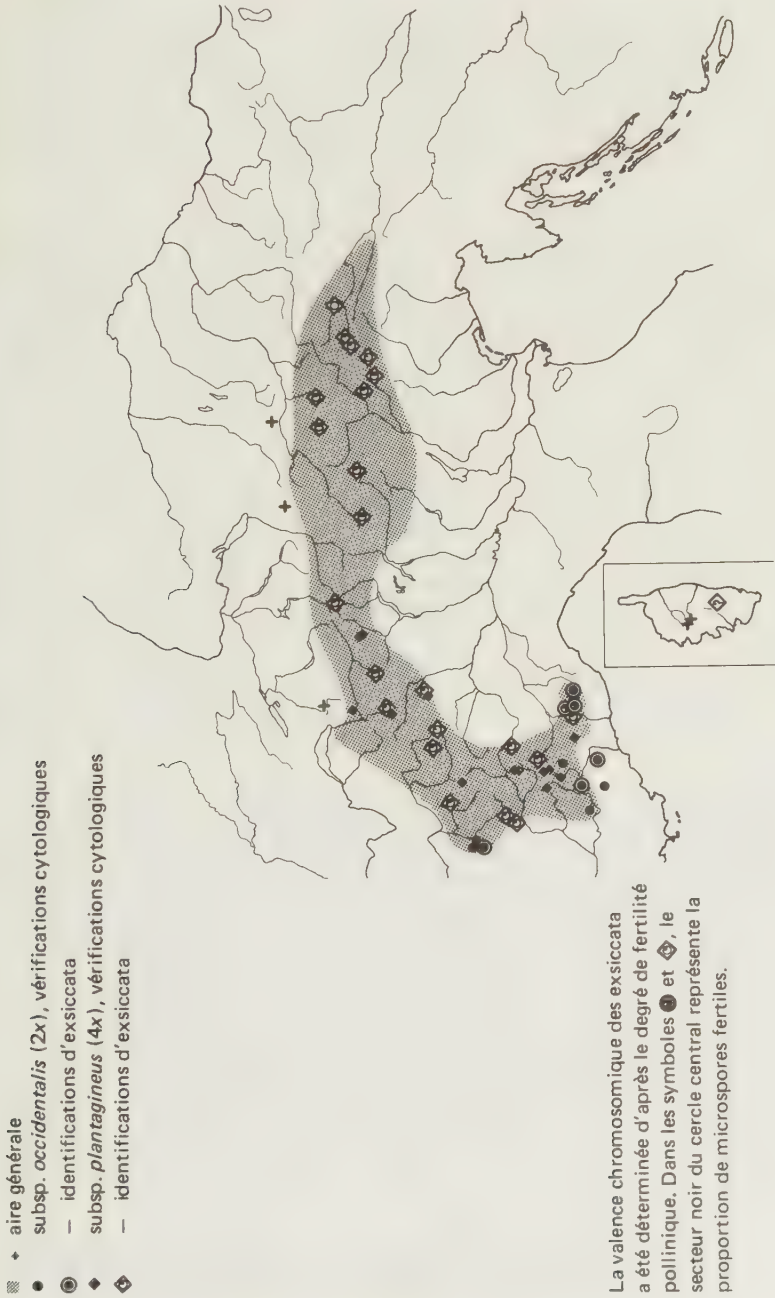


Fig. 34. — Répartition géographique de l'espèce collective *Ranunculus plantagineus* All.

individus portant tous des fruits mûrs, il ne nous a pas été possible d'étudier leur pollen. Cependant, nous pouvons confirmer le point de vue de Gamisans. Ainsi les plantes corses appartiennent à la sippe alpine et non pas au taxon pyrénéen. Quant à leur polyploidie supposée, il conviendra d'en apporter la preuve cytologique et d'étudier les autres populations, le diploïde existant peut-être dans l'île. De toute manière, la présence probable en Corse de la sippe polyploïde pose un problème phytogéographique intéressant sur lequel nous reviendrons dans nos conclusions générales.

Au point de vue écologique, le *R. plantagineus*, comme son proche parent pyrénéen, affectionne les nardaies. Même s'il peut être considéré comme amphicline, croissant sur substrat gréseux, siliceux ou calcaire, il marque une préférence pour les sols à réaction acide. Dans les Alpes austro-occidentales, il participe à un groupement très caractéristique, l'association à *Alopecurus gerardii* et *Ranunculus plantagineus* (= ass. à *A. gerardii* et *R. Pyrenaicus*, Guinocet, 1938). Par sa composition floristique et par sa localisation sur le bord de petites dépressions où la fusion tardive de la neige assure une relative fraîcheur pendant la période de végétation, ce groupement paraît très affine du Trifolieto-Phleetum *gerardi* pyrénéen.

Très semblables dans leur physiologie, au moins vernale, sont les deux pelouses à Nard décrites par Ritter (1972a) dans le Vercors. L'une, à *Nardus stricta* et à *Daphne cneorum*, se développe dans les petites dépressions de l'étage subalpin inférieur, alors que le lieu d'élection de la deuxième, la pelouse à *Sieversia montana* et *Meum athamanticum*, se situe sur les versants peu déclives et dans les combes de l'étage subalpin supérieur. La localisation de ces deux groupements dans des stations où la neige s'accumule assure un lessivage important qui se traduit par une acidification des horizons supérieurs, la roche sous-jacente étant calcaire.

Dans les Alpes centrales enfin on peut résumer les exigences écologiques du *R. plantagineus* comme suit: sur substrat calcaire, il reste inféodé aux nardaies, alors que sur roche-mère cristalline, l'éventail des groupements susceptibles de l'héberger s'élargit et comprend nombre de pelouses acidophiles-mésophiles, affines des *Carietea curvulae*.

Le *R. plantagineus* est un excellent exemple de la prudence avec laquelle il faut juger les liens phylogénétiques entre deux espèces. Après la découverte du taxon pyrénéen diploïde et alors que nous ne connaissions pas l'existence de la sippe diploïde alpine, nous nous étions cru autorisé à dire avec Favarger (Favarger & Küpfer, l.c.) "Gausson & Leredde (1949) écrivent que *R. angustifolius* paraît dériver de *R. pyrenaicus*. A notre avis c'est plutôt l'inverse qui s'est passé". Nos dernières recherches ont démontré que notre jugement n'était alors pas mieux fondé que celui des auteurs français. En réalité, la race polyploïde (subsp. *plantagineus*) dérive d'un patroendémique alpin, le subsp. *occidentalis*, les *R. plantagineus* subsp. *occidentalis* et *R. pyrenaicus* constituant un nouveau couple de taxons schizoendémiques. Le *R. angustifolius* quant à lui représente peut-être la branche orientale d'un syngaméon primitif ayant produit, par spéciation graduelle, le *R. amplexicaulis* dans le nord-ouest de l'Espagne et le *R. angustifolius* à l'est.

Description du R. plantagineus All.

Géophyte à racines fasciculées, épaisses-charnues, toutes semblables; souche surmontée d'un réseau fibrilleux serré, entourant la base des gaines foliaires. Tiges 1 à 3,

dressées, de 4 à 25(-35) cm, simples ou rameuses (parfois jusque dans le tiers inférieur de la tige), uniflores à pluriflores (1 à 10-flores), peu feuillées. Feuilles radicales 3 à 5, dressées-obliques, plus rarement étalées-ondulées, à limbe linéaire-lancéolé [3.5 à 8(-12) × 0.3 à 1.5(-2.2) cm], entier (rarement pourvu de 1 à 4 fortes dents = var. *laceratus* Burnat), glabre sur les deux faces à marge pourvue de quelques longs poils très fins et fragiles rappelant le trichome des *Luzules*, atténué en un pétiole court, à nervures parallèles, les principales distantes de 0.4 à 1.5(-2.2) mm et un peu saillantes sur le sec; pétiole élargi en une gaine 2 à 4 fois plus courte que le limbe, blanchâtre, semi-amplexicaule à la base; pétiole et partie supérieure de la gaine garnis de poils "luzuloïdes", plus rarement glabres. Tiges uniflores munies d'une seule feuille caulinaire (rarement non feuillées), linéaires, un peu plus large à la base [0.6 à 2(-2.8) cm de long]. Tiges pluriflores à ramification inférieure située à mi-hauteur de l'axe principal ou plus bas; chaque axe naissant à l'aisselle d'une feuille, la tige est plurifoliée, mais dans ce cas la largeur des feuilles radicales dépasse 0.8 cm. Pédoncules hirsutes à tomenteux en-dessous du calice. Fleurs blanches de dimension très variable (périclanthe de 0.8 à 3.5 cm de diamètre); calice à 5 sépales glabrescents, vert jaunâtre, 5 à 10-nervés; corolle actinomorphe ou irrégulière, formée de 0 à 5(-10) pétales tous égaux ou dissemblables; fossette nectarifère pourvue d'une petite squamule étroite-oblongue, entière ou bifide; étamines en nombre variable (10 à 100), à anthères relativement grandes (1.2 à 2.2 mm), pollen régulier ou irrégulier; carpelles en tête sphérique à ovoïde-cylindrique, en nombre très variable (12 à 100), petits (2.5 à 3.2 mm de hauteur, rostre compris), renflés à bec recourbé-enroulé dès la base, à peine carénés sur les faces ventrales et dorsales, distinctement nervés-réticulés sur les côtés (fig. 31b). Floraison de fin mai à juillet.

Les caractères différentiels des deux sous-espèces sont:

subsp. ***occidentalis*** Küpfer, subsp. ***nova***

Caulis uni- vel biflorus. Folia semper integerrima. Corolla regularis. Stamina numerosa (25-100). Carpella pauca (10-30 raro plus). Numerus staminum pro ratione carpellorum unum superans. Carpella plerumque omnia fertilia. Pollinis grana regularia (80-100 per centum fertilia). Numero chromosomatum $2n = 16$. Habitat in Alpibus ac Prealpibus austro-occidentalibus occidentalibusque. **Holotypus:** F., Var, Mt La Chens, versant ouest, 1650 m, combes à neige, NEU K02237.

subsp. *plantagineus*

Tige uniflore à pluriflore; feuilles ordinairement entières, rarement munies de 1 à 4 fortes dents (var. *laceratus* Burnat);¹ corolle irrégulière par avortement d'un ou de plusieurs pétales, plus rarement apétales (f. *apetalus* Rikli) ou à 5 pétales réguliers; étamines peu nombreuses (10 à 45), pollen irrégulier (50% ou plus de microcytes et de microspores dépourvues de cytoplasme); carpelles nombreux (30 à 100) dont une proportion élevée (30% ou plus) ne se développent pas;

¹*Ranunculus plantagineus* All. subsp. *plantagineus* var. *laceratus* (Burnat) Küpfer, comb. nova. Basionyme: *R. pyrenaicus* L. var. *laceratus* Burnat, Fl. Alp. Mar., vol. 1: 26. 1892.

rapport nombre d'étamines/nombre de carpelles < 1 . Nombre chromosomique: $2n = 32$. Habitat: largement répandu des Alpes maritimes au Tyrol oriental.

***Ranunculus grex parnassifolius* L.**

Le cercle d'espèces gravitant autour du linnéon *R. parnassifolius* comprend quatre taxons de rang spécifique:

R. parnassifolius L., Sp. Pl. 549. 1753.

R. wettsteinii Dörfler, Anz. Akad. Wiss. Wien 15: 282. 1918.

R. cabrerensis Rothm. $\equiv$ *R. parnassifolius* subsp. *cabrerensis* Rothm., Bol. Soc. Esp. Hist. Nat. 34: 148. 1934.

R. aloisii-ceballi Guinea, nom. illeg. $\equiv$ *R. parnassifolius* subsp. *aloisiceballi* Guinea, Geografia Botanica Santander, 381. 1953, nom. illeg.

Des quatre espèces, la plus répandue est le *R. parnassifolius* qui est signalé en divers points des Alpes, des Pyrénées et de la chaîne cantabrique. En revanche, le *R. wettsteinii*, endémique très localisé, n'a pas été retrouvé en dehors du Korab albanien. Quant au *R. cabrerensis*, s'il a été décrit sur des plantes provenant de la Sierra de Cabrera (León), il a été mentionné par la suite en quelques autres localités de la chaîne cantabrique (Lainz, 1962, 1964). Enfin, selon Guinea (1953), le *R. aloisii-ceballi*, défini sur la base d'un échantillon particulièrement robuste, végète dans les Picos de Europa au voisinage du *R. parnassifolius* typique.

C'est à Langlet (1936) que l'on doit la première numération chromosomique concernant le *R. parnassifolius*. Etudiant du matériel de jardin botanique, il publiait $2n = 32$ chromosomes, nombre correspondant à un caryotype tétraploïde. Ce résultat a par la suite été confirmé par Mattick (in Tischler, 1950) sur des plantes du Gschnitztal (Autriche).

Dans l'espoir de découvrir une sippe diploïde, nous avons entrepris en collaboration avec Favarger (Favarger & Küpfer, 1968), puis seul (Küpfer, 1971c), l'étude cytologique des populations des Alpes occidentales et des Pyrénées. Les données publiées à ce jour révèlent l'existence de deux races chromosomiques, l'une diploïde pyrénéenne-orientale¹ et l'autre tétraploïde, alpienne et centro-pyrénéenne. Parallèlement à nos observations cytologiques, nous avons remarqué que le comportement écologique des sippes diploïde et tétraploïde était différent. Le taxon diploïde est inféodé aux schistes métamorphiques (ordoviciens et gothlandiens) colonisés par une végétation en majeure partie acidophile alors que le tétraploïde est lié aux éboulis calcaires. Le subsp. *cabrerensis* s'étant lui aussi révélé diploïde et silicicole, nous avons alors admis que les populations pyrénéennes-orientales appartenaient à ce taxon (Küpfer, 1971c). Nous étions donc enclin à penser que le *R. parnassifolius* se scindait en deux sous-espèces: le subsp. *parnassifolius* pyrénéo-alpien, basophile et tétraploïde, et le subsp. *cabrerensis* pyrénéo-cantabrique, acidophile et diploïde.

¹ Hess & al. (1970) se fondant sur notre travail de 1968 (Favarger & Küpfer, Lc.) mentionnent par erreur le diploïde dans les Alpes. D'autre part, ils attribuent à Favarger (1969) une numération à $2n = 32$ sur des plantes du Col Tronchet, alors que dans cette localité Favarger n'a étudié que le *R. plantagineus* (voir sous *R. pyrenaicus* dans le travail de Favarger).

Nos premières conclusions, pourtant fondées sur de nombreuses données cytologiques, se sont révélées incomplètes. En effet, dans les Picos de Europa où nous avions déjà trouvé la sippe tétraploïde, nous avons décelé à une altitude plus élevée une race diploïde, calcicole. La liste ci-dessous rend compte de l'ensemble de nos observations.

Taxons silicicoles

1. E., León, Sierra de Cabrera, SE du Lago de la Baña, versant SW du Picon, 1950 m (NEU K02202), $2n = 16$.
2. E., Pa., versant SE de Curavacas, 2050 m (NEU K02203), $2n = 16$.
3. E., Sa., S du Puerto de San Glorio, Portillo de las Yeguas, 2010 m (NEU K02217), $2n = 16$.
4. F., P.-O., Vallée de Llo, Col de Fenestrelles, 2300 m (NEU K02207), $2n = 16$.
5. F., P.-O., Vallée d'Eyne, 2450 m (NEU K02220), $2n = 16$.
6. E., Ge., versant NE du Puigmal, 2550 m (NEU K02213), $2n = 16$.

Taxons calcicoles

7. E., Sa., Picos de Europa, Peña Vieja, Collado de la Canalona, versant E, 2450 m (NEU K02201, K02214), $2n = 16$.
8. E., Sa., Picos de Europa, versant NNE de la Peña Vieja, 2200 m, (NEU K02204), $2n = 32$.
9. E., Sa., Picos de Europa, versant S de la Peña Vieja, éboulis d'Aguja, 1960 m (68-1422), $2n = 32$.
10. F., H.-P., W du Port de Bouchard, Soum des Espécières, 2500 m (NEU K02210), $2n = 32$.
11. E., Hu., Puerto de Barrosa, crête E, 2560 m (NEU K02205), $2n = 32$, $2n = 40$.
12. E., Hu., N de Castanesa, versant S de la Sierra Negra, 2450 m (NEU K02215), $2n = 32$, $2n = 40$.
13. AND., Pic de Casamanya, 2680 m (NEU K02216, K02209), $2n = 32$.
14. F., P.-O., Portelle d'Orlu, 2300 m (NEU K02211), $2n = 32$.
15. CH., Vs., versant W du Grand Chavalard, 2100 m (NEU K02208), $2n = 32$.
16. CH., Grisons, Albula, 2400 m (leg. Th. Egli, 71-882), $2n = 32$.

La majorité de nos observations cytologiques ont été réalisées sur des méristèmes radiculaires fixés après 2 h 30 de prétraitement à l'œmn. Les images métaphasiques furent très souvent suffisamment claires pour nous permettre d'établir le caryogramme des différents taxons. Le caryotype de sippes diploïdes offre le même gradient de variations que dans les autres espèces de la section *Ranuncella* (fig. 30d). La formule chromosomique gamétique peut être résumée comme suit:

$$4m + 1(sm - st) + 2st + 1t^{sat}.$$

Les différences que l'on observe d'une population à l'autre, qu'elles appartiennent à la sippe calcicole ou silicicole, ne sont pas significatives et entrent dans la limite d'erreur de la méthode. Pour 4 chromosomes, la valeur du rapport $R = \text{longueur du bras long} / \text{longueur du bras court}$ est très proche des limites de classe définies par Levan & al. (1964). En fait, si l'on ne tient pas compte des satellites et si l'on groupe les chromosomes en trois classes, la formule chromosomique sera avantageusement simplifiée en: $4m + 2(sm - st) + 2(st - t)$. Pour chaque classe, les valeurs extrêmes de R sont:

$$\begin{array}{ll} \text{pour } m: & 0 \leq R \leq 1.4 \\ (sm - st): & 2.8 \leq R \leq 3.7 \\ (st - t): & 6 \leq R \leq 13 \end{array}$$

Nous utiliserons cette classification simplifiée de préférence à toute autre, car chez les sippes polyploïdes s'il est toujours possible de ranger les chromosomes dans l'une de ces trois classes, il est beaucoup plus difficile de retrouver l'homologue de chaque chromosome. En ce qui concerne le tétraploïde (fig. 35a) si l'on suit rigoureusement la terminologie de Levan, la formule zygotique s'énoncerait de la manière suivante: $16m + 3sm + 6st + 7t$, expression qui ne se compare pas sans difficulté avec celle du caryotype diploïde. En revanche, en groupant les chromosomes en trois classes, la formule devient: $16m + 8(sm - st) + 8(st - t)$ dans laquelle les intervalles de classe sont:

$$\begin{array}{ll} \text{pour } m: & 1 \leq R \leq 1.4 \\ (sm - st): & 2.6 \leq R \leq 3.8 \\ (st - t): & 5.2 \leq R \leq 11 \end{array}$$

La formule chromosomique de la sippe tétraploïde apparaît donc comme l'expression multipliée par deux du caryotype diploïde.

La méiose des tétraploïdes, étudiée sur les populations de la Portaille d'Orlu et du Pic de Casamanya, est perturbée par la fréquence élevée des *I*-, *III*- et *IV*-valents. Les figures de la métaphase hétérotypique sont si embrouillées qu'il ne nous a jamais été donné de compter avec exactitude le nombre $n = 16$. A la fin de la télophase II, on observe dans chaque cellule-mère 3 à 5 lots principaux de chromosomes en catachromase, entourés de petits amas de chromatine. Il s'ensuit que la tétradogenèse est fortement perturbée avec production dans une proportion très élevée de pentades, hexades, etc.

Parmi les résultats cytologiques inédits, il convient de mettre en évidence la découverte, dans les Pyrénées centrales, d'individus pentaploïdes au sein de deux populations tétraploïdes. Au Port de Barrossa, sur les trois individus prélevés, deux se sont révélés $5x$ et un $4x$, alors qu'à la Sierra Negra, un individu s'est trouvé $5x$ et un autre $4x$. Notons que si notre échantillonnage est limité à cinq individus, les comptages ont été très précis, chaque individu offrant soit $2n = 32$, soit $2n = 40$ chromosomes. Dans aucun des cinq individus, nous n'avons recensé de chromosomes surnuméraires (*A* ou *B*). Dès lors, les nombres supérieurs à $2n = 32$ ne paraissent pas relever de l'aneuploïdie favorisée par l'irrégularité de la méiose, car dans cette éventualité les caryotypes ne seraient pas tous euploïdes; il conviendra par conséquent d'envisager d'autres hypothèses. Précisons aussi que les différents individus n'ont pas été prélevés côte à côte; on ne peut donc pas les soupçonner d'appartenir à un même clone.

Les caryogrammes pentaploïdes ont été établis sur deux plantes de Barrossa. La formule chromosomique de l'un d'eux s'énonce comme suit:

$$20m + 9(sm - st) + 11(st - t),$$

R ayant respectivement les limites suivantes:



Fig. 35. — Mitoses de racines du *Ranunculus parnassifolius* subsp. *heterocarpus*. a, tétraploïde (Albula, 71-882). b, c, pentaploïde (Puerto de Barrosa, K02205).

$$\begin{array}{ll}
 \text{pour } m: & 1 \leq R \leq 1.61 \\
 (sm - st): & 2.9 \leq R \leq 3.9 \\
 (st - t): & 5.4 \leq R \leq 8
 \end{array}$$

Le nombre des chromosomes à constriction située dans la région médiane [m], (soit 20), correspond à ce que l'on pouvait prévoir puisqu'il est 5 fois plus élevé que dans la garniture gamétique des diploïdes. En revanche, le nombre des chromosomes ($sm - st$) est inférieur d'une unité au résultat attendu, ceci au bénéfice des ($st - t$). L'asymétrie du caryotype a sans doute été accentuée par une translocation dont il est difficile de retrouver les deux partenaires, mais qui a de toute évidence privé d'un segment le bras court d'un des chromosomes ($sm - st$) [fig. 36b]. Quant aux chromosomes satellitifères nous n'en avons observé que deux au maximum, mais en général seulement sur des prophases tardives. Lorsque la contraction des chromosomes était plus forte, ils n'apparaissaient pas. C'est le cas de la plaque métaphasique reproduite par la figure 35c.

Dans le deuxième individu, le caryotype, plus différencié (fig. 35b), peut s'exprimer de la manière suivante: $21m + 8(sm - st) + 10(st - t) + 1$ fragment



Fig. 36. — Idiogrammes du *Ranunculus parnassifolius* subsp. *heterocarpus*. a, tétraploïde (Albula, 71-882). b, c, pentaploïde (Puerto de Barrosa, K02205). → localisation des translocations.

satellitifère. En outre, un des chromosomes acrocentriques ($st - t$) est pourvu d'un satellite. Par rapport à la formule précédente, il apparaît donc dans ce matériel un chromosome m de plus, alors que chacune des classes ($sm - st$) et ($st - t$) a perdu une unité. Le fragment satellitifère ne semble pas hétérochromatique, car il subit normalement la catéchomase; il ne s'agit donc pas d'un chromosome B . Dès lors, il nous paraît possible d'expliquer l'origine du caryotype le plus asymétrique par une translocation affectant un chromosome ($sm - st$) et un chromosome ($st - t$)^{sat}. (fig. 36c).

Le problème relatif à l'origine d'individus pentaploïdes au sein de populations tétraploïdes est encore plus délicat. Comme nous l'avons déjà signalé, nous ne croyons pas devoir imputer la formation des pentaploïdes à l'aneuploïdie. En fait, quel que soit le processus envisagé, force est d'admettre la participation de deux races chromosomiques, l'une tétraploïde, la deuxième étant selon toute probabilité diploïde. La réunion de gamètes réduits et non réduits de parents tétraploïdes ne peut en effet engendrer que des descendants $4x$ (2 gamètes réduits), $6x$ (1 gamète réduit + 1 gamète non réduit) ou $8x$ (2 gamètes non réduits), sans jamais produire de pentaploïde. L'hypothèse la plus probable suppose un croisement intéressant des individus $4x$ et $2x$; la fécondation d'un gamète non réduit du parent $4x$ par un gamète haploïde de l'autre partenaire donnant un zygote $5x$. La question de savoir laquelle des sippes diploïdes, calcicole ou silicicole, a participé à la genèse des pentaploïdes est d'autant plus difficile que dans les deux localités, Barrosa et Sierra Negra, les milieux sont très variés. A Castanesa par exemple, les éboulis descendant de la Sierra Negra sont constitués de schistes graphiteux alors que les pierriers adossés au Pic de Castanesa sont calcaires. Nos échantillons ont été récoltés dans le vallon aboutissant au Col de Castanesa, dans des éboulis mixtes le long de la zone de contact entre les roches de nature différente. Nous trouvons ici le premier argument qui parle en faveur d'un croisement des sippes calcicole tétraploïde et silicicole diploïde. L'hypothèse supposant l'intervention d'une sippe diploïde calcicole ne nous paraît d'ailleurs guère plausible, car elle impliquerait la présence dans un même milieu, l'éboulis calcaire, de deux races différant par leur caryotype ($2x$ et $4x$). Si tel était le cas, il serait très improbable que les deux races offrent rigoureusement la même vitalité et qu'elles cohabitent sans que l'équilibre ne soit renversé au profit de l'une ou de l'autre. A noter cependant que le phénotype des pentaploïdes correspond en tout point à celui des tétraploïdes, mais on peut imaginer que dans l'hybride $5x$ les 4 génomes issus du parent $4x$ masquent les caractères liés au génome du taxon silicicole. Il n'est donc pas exclu que la forme silicicole nous ait échappé "in situ", hypothèse d'autant plus fondée que parmi les exsiccata provenant des Pyrénées centrales, nous en avons identifié un comme appartenant de toute évidence à une sippe $2x$ et sans doute silicicole. La localité où il avait été récolté, le Mont Perdu, n'est située qu'à une dizaine de kilomètres au SW de Barrosa.

Pour interpréter l'origine des individus $5x$ on pourrait aussi imaginer un schéma plus compliqué, mais qui ne nécessiterait pas l'intervention d'un autre taxon. Une première étape conduirait à la formation d'individus hexaploïdes par fusion de gamètes réduit et non réduit de parents tétraploïdes. Les pentaploïdes seraient dans ce cas issus d'un croisement de plantes $6x$ et $4x$.

Une étude ultérieure sera nécessaire pour déterminer si la proportion de trois individus sur cinq étudiés reflète avec quelque exactitude la composition de la population. Si le rapport $3/5$ était sinon confirmé, du moins approché, il deviendrait difficile

d'admettre que tous les pentaploïdes sont des hybrides de première génération. La question de leur descendance éventuelle est ainsi posée.

Chez les pentaploïdes, la proportion de microspores mal conformées avoisine 85%, cela sans compter que parmi les grains de pollen considérés comme viables, beaucoup sont 4- à 5-colpés (au lieu de 3-colpés). Si la stérilité du gynécée est tout aussi prononcée, quelques akènes se développent tout de même normalement. On peut donc se demander par quelles voies, sexuelle ou apomictique, ils sont produits. Tout porte à croire que la reproduction selon les processus sexuels engendrerait une série aneuploïde, car le nombre impair de génomes (5) implique nécessairement l'irrégularité de la syndèse méiotique. Seuls les phénomènes relevant de l'apomixie ou de la pseudogamie préserverait les caryotypes euploïdes. Cela nous amène à parler d'observations réalisées sur d'autres genres, mais offrant quelques analogies avec nos résultats.

Dans le genre *Potentilla*, lors de croisements interspécifiques ou entre différentes populations hexaploïdes d'une même espèce, Rutishauser (1948) a reconnu trois types de descendants.

- Les plus fréquents sont des individus métromorphes issus par pseudogamie d'oosphères non réduites (6x).
- Les hybrides appelés B_{III} proviennent d'oosphères non réduites et fécondées; leur nombre chromosomique est donc plus élevé (9x) que celui des parents (6x).
- Enfin, de beaucoup les plus rares sont les véritables hybrides (B_{II}), hexaploïdes, produits par conjugaison de deux gamètes réduits.

Des processus similaires ont été mis en évidence dans le genre *Rubus* par Christen (1950) qui admet que les oosphères non réduites sont fécondables, mais pas nécessairement fécondées. Si des phénomènes identiques, qui tiennent de l'apomixie et de la pseudogamie partielle, se déroulaient dans les populations où le *Ranunculus parnassifolius* 4x côtoie la sippe 2x, on observerait à côté de descendants 4x, produits par agamospermie ou par reproduction sexuelle, des individus 5x issus d'oosphère non réduite (4x) fécondée par un gamète haploïde. Il est vrai que l'on pourrait aussi attendre la formation de descendants 6x [oosphère non réduite (4x) + gamète réduit (2x) de 4x] et éventuellement 3x [oosphère réduite (2x) de 4x + gamète réduit (1x) de 2x] qui resteraient à découvrir. Mais, si l'on admet que chez le tétraploïde la majorité des oosphères sont non réduites, éliminant ainsi une des possibilités de voir apparaître des triploïdes, l'abondante production de pollen par le diploïde expliquerait la formation préférentielle de pentaploïdes à côté de tétraploïdes engendrés par pseudogamie. L'allogamie serait encore facilitée par la protérogynie et l'entomophilie ainsi que par la longue anthèse du *R. parnassifolius* (Hegi, 1912: 569).

Dans des populations naturelles du *Hieracium pilosella* L. s.l., Delcourt (1972) a mis en évidence, dans les Alpes austro-occidentales, quatre races chromosomiques qui s'excluent à peu près de leurs territoires respectifs. Les triploïdes et pentaploïdes s'intercalent entre les aires occupées par les diploïdes et tétraploïdes. Là aussi, il n'est pas exclu de penser qu'à l'origine de la différenciation cytologique il y a des processus d'hybridation, liés à une apomixie partielle. La conjugaison d'oosphères réduite et non réduite d'une sippe tétraploïde et de gamètes haploïdes aurait engen-

dré les triploïdes et les pentaploïdes qui aujourd'hui se multiplieraient par la seule voie asexuelle. Remarquons cependant que les races $4x$ et $5x$ cohabitent dans d'autres régions sans que la présence des diploïdes ait été vérifiée.

Plus instructifs pour le cas qui nous préoccupe sont les phénomènes cytologiques découverts dans l'espèce collective *Ranunculus auricomus* L. Le gradient morphologique de la Renoncule à tête d'or offre déjà plusieurs analogies avec celui des *R. parnassifolius* et *R. plantagineus*. A côté de formes à corolle bien développée et à nombreuses étamines, on rencontre des variétés plus ou moins apétales et à androcée très réduit. Au point de vue cytologique, si la valence tétraploïde est la plus répandue, d'autres degrés de polyploidie ont été signalés: $2x$, $3x$, $5x$ et $6x$. Rousi (1956) qui a étudié la méiose de diverses sous-espèces tétraploïdes scandinaves a montré que la syndèse était très irrégulière et conduisait à la formation d'un nombre variable de *I*-, *II*-, *III*-, *IV*-, *V*- et *VI*-valents. Quant au pollen examiné par Rutishauser (1965), sa fertilité avoisine 100% chez le diploïde, mais elle tombe entre 25 et 50% chez un tétraploïde pseudogame. A titre de comparaison, nous avons monté dans la fuchsine acide le pollen de deux populations neuchâtelaises, l'une à périanthe simple, sépaloïde, et l'autre à calice et corolle bien différenciés et réguliers. L'aspect du pollen est en tout point identique à celui des *R. parnassifolius* et *R. plantagineus*. Le pourcentage de microcytes et de microspores avortées était très élevé, les grains colorés étant par surcroît de taille inégale.

Rutishauser (l.c.) a montré qu'il existe chez le *R. auricomus*, à côté de races diploïdes (rarement $4x$) sexuelles, des sippes polyploïdes à pseudogamie partielle ou totale. En accord avec Marklund & Rousi (1961), il admet le rôle déterminant joué par les phénomènes d'hybridation dans la micro-évolution du *R. auricomus*. Appuyant son argumentation sur des expériences de croisement, il présume que la différenciation s'est effectuée à partir de sippes diploïdes sexuelles par mutation et polyploidisation. Les croisements et rétrocroisements répétés de formes tétraploïdes à pseudogamie partielle avec des sippes diploïdes ont entraîné une nouvelle augmentation du degré de polyploidie ($5x$, $6x$), chaque nouvelle étape étant accompagnée d'un élargissement du gradient morphologique. Remarquons cependant que Rutishauser n'a réussi le croisement des *R. cassubicifolius* Walo Koch, diploïde sexuel, et *R. megacarpus* Walo Koch, tétraploïde pseudogame (deux Renoncules du grex *auricomus*) que dans le sens diploïde ♀ × tétraploïde ♂. Il en est résulté que tous les hybrides obtenus étaient triploïdes, mais, fait intéressant, ils n'étaient pas stériles. Leurs descendants engendrés essentiellement par aposporie et pseudogamie étaient en majorité métromorphes. Enfin, Marklund & Rousi (l.c.), pour expliquer la présence de deux pentaploïdes en Finlande où les sippes tétraploïdes sont les plus répandues, admettent l'intervention d'un diploïde ou d'un hexaploïde, ce qui revient à invoquer dans les deux éventualités la formation chez le tétraploïde d'oosphères non réduites, mais fécondables. En effet, les deux schémas suivants peuvent être imaginés.

- Croisement entre deux individus respectivement tétraploïde et diploïde par conjugaison d'un gamète non réduit du premier et d'un gamète normal du second (gamète $4x$ + gamète $1x$ → zygote $5x$).
- Au sein d'une population tétraploïde, formation d'un hexaploïde par conjugaison d'un gamète non réduit et d'un gamète réduit (gamète $4x$ + gamète $2x$ → zygote $6x$) suivi d'un rétrocroisement de la plante hexaploïde avec le parent tétraploïde (gamète $3x$ + gamète $2x$ → zygote $5x$).

Force est d'admettre que le comportement cytologique (microsporogénèse, polyploïdie) des *R. parnassifolius* et *R. plantagineus* présente d'incontestables affinités avec les phénomènes exposés ci-dessus. Reste à envisager la question de la stérilité partielle du gynécée. Dans le cas de la diplosporie qui préside à la formation des akènes chez différentes composées (*Taraxacum*, *Hieracium*, *Antennaria*) et selon toute probabilité chez le *Hieracium pilosella*, la proportion d'ovaires se transformant en akènes est très élevée, proche de 100%, ce qui est loin d'être le cas chez les deux Renoncules mentionnées. En revanche, chez les sippes pseudogames autofécondées de *Potentilla verna* ou de *Ranunculus auricomus*, Rutishauser n'observe que 20 à 30% d'akènes bien constitués, proportion qui correspond en première approximation au degré de fertilité du gynécée des *R. parnassifolius* et *R. plantagineus*.

Dès lors, nous sommes amené à supposer que chez les sippes polyploïdes des *R. parnassifolius* (4x, 5x) et *R. plantagineus* (4x) la reproduction sexuelle déficiente est en grande partie suppléée par une pseudogamie partielle ou totale. Il appartiendra aux expériences de croisement que nous allons entreprendre de démontrer le bien-fondé d'une telle hypothèse.

Un des enseignements les plus intéressants de nos derniers sondages cytologiques est la découverte d'une sippe diploïde calcicole dans les Picos de Europa. Par rapport au subsp. *cabrerensis*, la population du Collado de la Canalone tient le pôle opposé du gradient morphologique du *R. parnassifolius* s.l. Les caractères de cette sippe très homogène et remarquable par la petitesse de tous les individus ne dépendent en aucune manière des conditions stationnelles, car ils se sont maintenus intégralement en deux ans de culture comparée. La question qui se pose alors est de savoir si cette population est unique et représente les derniers restes d'une sippe primitive calcicole ou si d'autres stations existent encore dans le reste de l'aire.

Afin de compléter les données cytogéographiques et fort des résultats obtenus chez le *R. plantagineus*, nous avons cherché à utiliser les mêmes critères de fertilité pollinique et carpellaire. A cette fin, nous avons monté dans la fuchsine acide le pollen d'une quarantaine de populations, explorant en premier lieu le matériel dont nous connaissons la valence chromosomique. Les résultats se sont révélés en tout point superposables à ceux obtenus chez le *R. plantagineus*. Les sippes diploïdes, à savoir les formes cantabrique et pyrénéenne-orientale silicoles ainsi que la population calcicole de la Canalone, offrent un pollen régulier dans une proportion voisine de 100% (comprise entre 80 et 100%). En revanche, chez les polyploïdes alpiens, pyrénéens ou cantabriques, le pourcentage de microspores d'aspect normal ne dépasse jamais 50%. Dès lors, nous avons étendu nos investigations aux exsiccata mis à notre disposition par différents herbiers (BC, BCF, JCP, M, MPU, NEU, TL). Les figures 37 et 38 rendent compte de nos observations cytologiques et palynologiques.

Dans les Alpes, il est apparu que toutes les populations que nous avons examinées offrent un pollen en grande partie avorté ce qui incline à penser qu'il s'agit toujours de polyploïdes. Dans les Pyrénées, il s'est confirmé que les populations croissant sur les roches métamorphiques, à l'extrémité orientale de la chaîne frontalière sont toutes diploïdes alors que les formes colonisant les éboulis calcaires (Pyrénées centrales, Andorre, Pyrénées-Orientales) sont polyploïdes. Font exception cependant les populations situées dans les Pyrénées occidentales à l'ouest du Somport qui appartiennent à la même sippe diploïde calcicole que les plantes du Collado de la Canalone. Il en est de même des populations voisines du Pic du Ger où pourtant,

chez quelques individus, nous avons observé jusqu'à 35% de microcytes ou de microspores dépourvues de cytoplasme. Bien que l'irrégularité du pollen soit relativement faible en regard de celle des tétraploïdes centro-pyrénéens et doive sans doute être imputée à des facteurs externes, il n'est pas exclu que dans cette localité les sippes diploïde et tétraploïde soient en compétition.

Avant de chercher à exploiter les données cytogéographiques à des fins taxonomiques, il convient d'identifier la plante décrite par Linné avec l'un ou l'autre des taxons diploïdes ou tétraploïde. Les indications du protologue sont très vagues puisque Linné indique sommairement "habitat in Europa australi". De plus, la seule référence bibliographique du protologue se rapporte à l'ouvrage de Tournefort (1700) "Institutione rei herbariae" dans lequel ne figure aucune précision chorologique. Quant au type de l'herbier de Linné, il s'agit d'une plante relative-

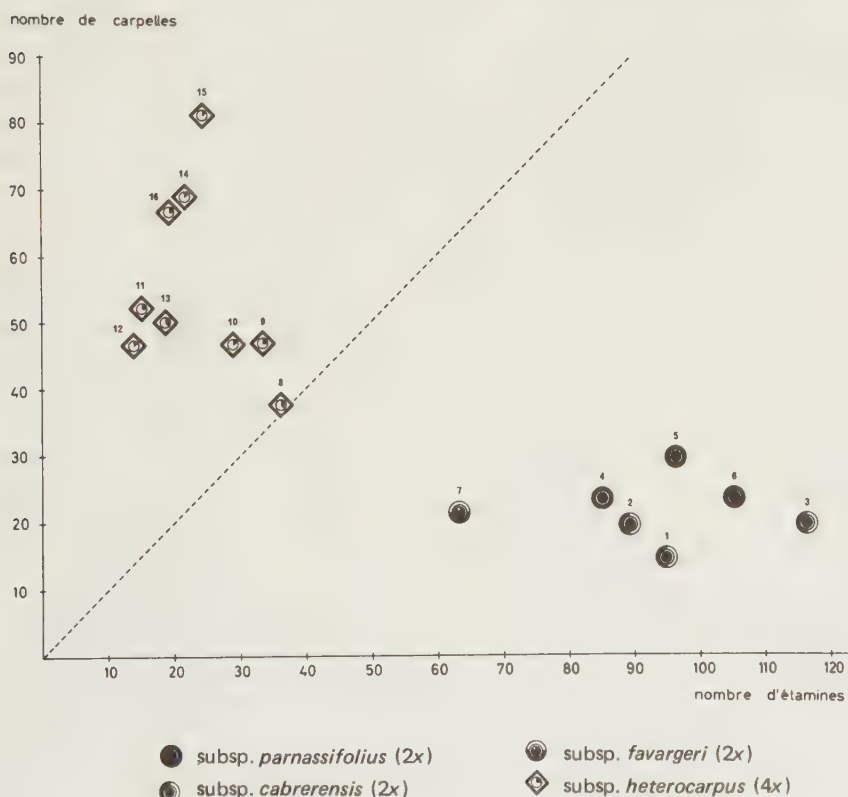


Fig. 37. — Diagramme montrant la corrélation entre la valence chromosomique, le rapport nombre d'étamines/nombre de carpelles et la fertilité pollinique chez le *Ranunculus parnassifolius* s.l. Les cercles et les carrés représentent les sippes diploïdes, respectivement tétraploïdes. La numérotation des symboles coïncide avec celle des populations (cf. page 173). (Dans les symboles, le secteur noir du cercle central représente la proportion de microspores fertiles.)



La valence chromosomique des exsiccata a été déterminée d'après le degré de fertilité pollinique. Dans les symboles $\odot$ et $\oplus$, le secteur noir du cercle central représente la proportion des microspores fertiles.



La population du Mt Perdu dont l'identité n'est pas établie en toute certitude est marquée par le signe $\odot$.

Les localités désignées par une croix (+) n'ont pas fait l'objet de vérifications cytologiques ou palynologiques. La présence du *R. parnassifolius* en Sierra Nevada a été signalée par Quézel (1953).

Fig. 38. — Distribution de l'espèce collective *Ranunculus parnassifolius* L.

ment robuste (11 cm de hauteur, limbes foliaires de 2.5 cm de long sur 2 cm de large), à corolle régulière et assez grande. Si l'échantillon est trop ancien pour que l'on puisse estimer à l'heure actuelle la couleur primitive des fleurs, son habitus pourrait correspondre au tétraploïde alpien pourvu de pétales ou, plus vraisemblablement, au diploïde des Pyrénées orientales. Afin de lever toute hésitation, il importait d'examiner le pollen du type pour en déterminer la valence chromosomique. Cela nous a été possible grâce à l'obligeance du Dr. W. T. Stearn.¹ La parfaite conservation de l'échantillon original nous a permis d'obtenir une préparation très démonstrative. En effet, le pollen est d'une régularité parfaite (pl. VIIb); ainsi il est hors de doute que le type du *R. parnassifolius* appartient à une population diploïde des Pyrénées orientales. Le nombre élevé d'étamines par fleur (80 à 100 d'après une estimation du Dr. Stearn), les fleurs à anthèse presque simultanée, groupées en inflorescence subombelliforme en témoignent. Cette conclusion inattendue, (nous avions imaginé à tort que l'échantillon de Linné provenait des Alpes et par conséquent était tétraploïde) nous contraint à modifier notre opinion sur l'identité des plantes pyrénéennes-orientales que nous avons rapportées précédemment (Küpfer, 1971c) au *R. cabrerensis* de Rothmaler (1934). Or, s'il est incontestable que les plantes silicoles des Vallées d'Eyne et de Llo (P.-O.) sont plus affines du *R. cabrerensis* que de toutes les sippes calcicoles, une comparaison attentive des deux groupes de plantes nous a persuadé qu'ils n'étaient pas identiques. Le taxon de Rothmaler est donc bien fondé, mais ne s'applique qu'à quelques populations de la chaîne cantabrique.

Au point de vue taxonomique, il aurait été peut-être préférable de séparer spécifiquement les sippes silicoles, à fleurs rosées et à inflorescences subombelliformes, des taxons calcicoles à fleurs blanches et à inflorescence en cyme bipare lâche. Ce traitement aurait présenté l'avantage de montrer clairement les affinités réelles des différents taxons. Cependant, le fait de devoir modifier le binôme du taxon le plus répandu (le tétraploïde calcicole), nous a incliné à préférer une subdivision du *R. parnassifolius* en quatre sous-espèces:

Ranunculus parnassifolius L., Sp. Pl.: 549. 1753.

subsp. *parnassifolius*

subsp. *cabrerensis* Rothm., Bol. Soc. Esp. Hist. Nat. 34: 148. 1934.

subsp. *favargeri* Küpfer, **subsp. nova**

subsp. *heterocarpus* Küpfer, **subsp. nova**

La morphologie du subsp. *parnassifolius* est caractéristique: fleurs assez grandes (24 à 30 mm de diamètre), à corolle régulière, pétales rose vif sur la page externe, blancs veinés de rose du côté interne, anthèse presque simultanée de toutes les fleurs d'une même inflorescence, celle-ci étant subombelliforme. De plus, les caractères propres aux sippes diploïdes sont bien marqués; il s'agit du rapport nombre d'étamines (50 à 140)/nombre de carpelles (20 à 50) supérieur à 1, du pollen régulier et des carpelles tous fertiles.

¹ Nous tenons à exprimer notre profonde gratitude au Dr. W. T. Stearn, honorary curator of the Linnaean Herbarium, qui nous a communiqué les renseignements et le matériel nécessaires pour résoudre ce délicat problème.

L'optimum du subsp. *parnassifolius* se situe sur les schistes ordoviciens et gothlandiens qui ennoient la chaîne frontière à l'extrémité orientale de la chaîne pyrénéenne. Les groupements dans lesquels il manifeste la plus grande vitalité sont les éboulis peu mobiles qui cachent sous des débris parfois grossiers des éléments fins à réaction acide (pH 4 à 5, mesuré par colorimétrie) et saturés d'humidité. Les espèces les plus caractéristiques de tels groupements sont les *Xatartia scabra*, *Senecio leucophyllus* et *Carduus carlinoides* (cf. tableau 9, relevé 1). Le subsp. *parnassifolius* est cependant capable de s'intégrer à des groupements plus variés, crêtes ou versants peu inclinés où le vent et la cryoturbation concourent à empêcher l'installation d'un tapis végétal continu. Il pénètre ainsi dans les formations ouvertes à *Festuca supina* ou à *Festuca eskia*. Nous n'avons reconnu avec certitude le *R. parnassifolius* que sur la chaîne frontière entre les Pics de la Vache et le Col de Caralps (P.-O.). Bien qu'il manque curieusement dans le massif du Carlitt où pourtant il y a pléthore de stations favorables, il est fort probable que son aire réelle soit plus étendue. Lapeyrouse (1813: 315) cite en effet la forme à "fleurs pourprées ... à la Maladetta, à Castaneze", deux localités où les éboulis siliceux offrent une grande extension. Enfin, parmi les exsiccata que nous avons révisés, un échantillon provenant du Mt Perdu [E., Hu., Mt Perdu, montée de Golis, 2700 m, *H. Gaussen* (TL)], dont le pollen régulier ne laissait aucun doute quant à sa valence diploïde, nous a paru correspondre à cette sippe. Cependant, une légère incertitude relative à son identité avec le taxon des Pyrénées orientales subsiste, car sur la même planche d'herbier d'autres individus étaient moins typiques. Par surcroît, le Mt Perdu compte parmi les plus hauts sommets calcaires des Pyrénées et nous ignorons s'il existe dans cette région des affleurements de roche métamorphique qui permettraient l'établissement de la sous-espèce silicicole.

Proche parent du type, le subsp. *cabrerensis* est le taxon le plus remarquable de toute l'espèce collective. Par son habitus, il rappelle beaucoup le subsp. *parnassifolius*, mais il est plus robuste dans toutes ses parties. Les limbes foliaires, cordiformes, sont très grands (jusqu'à 9 cm de long sur 7 cm de large), presque aussi larges que longs, voire plus larges. Les inflorescences subombelliformes, plus rarement en ombelle composée, portent jusqu'à 16 fleurs, à corolle régulière et à pétales veinés de rose ou pourpre vif sur la page externe. Les akènes sont très gros, fortement nervés et à rostre enroulé en une spirale complète (fig. 39a, b). Ses exigences écologiques correspondent à celles du subsp. *parnassifolius*. En Sierra de Cabrera (cf. tableau 9, relevé 2) et à la Peña Prieta, il colonisait des schistes ardoisiers, (pH 4 à 4.5) dans des ravines exposées au nord ou à l'est, qui abritaient dans les deux stations la forme acidophile du *Poa cenisia*. Dans la dernière des trois localités connues du subsp. *cabrerensis*, à Curavacas, nous l'avons récolté sur une pente écorchée, floristiquement très pauvre, dont le sol recouvert de galets de quartzites et de gneiss provenait de la désagrégation d'un conglomérat siliceux (pH 4 à 4.5).

Outre leurs exigences écologiques communes, les deux sippes calcicoles, que nous nommons respectivement subsp. *favargeri* (2x) et subsp. *heterocarpus* (4x), partagent plusieurs caractères morphologiques. Chez les deux taxons, les pétales sont blanc pur et les inflorescences en cyme bipare lâche. De plus, la floraison est échelonnée de telle sorte que sur la même tige on observe souvent des fleurs dont l'anthèse est passée et de jeunes boutons.

La valence chromosomique et les caractères morphologiques qui lui correspondent (nombreuses étamines, corolle et pollen réguliers, etc.) sont les seuls traits communs des deux sous-espèces silicicoles (2x) et du diploïde calcicole (subsp. *favargeri*).

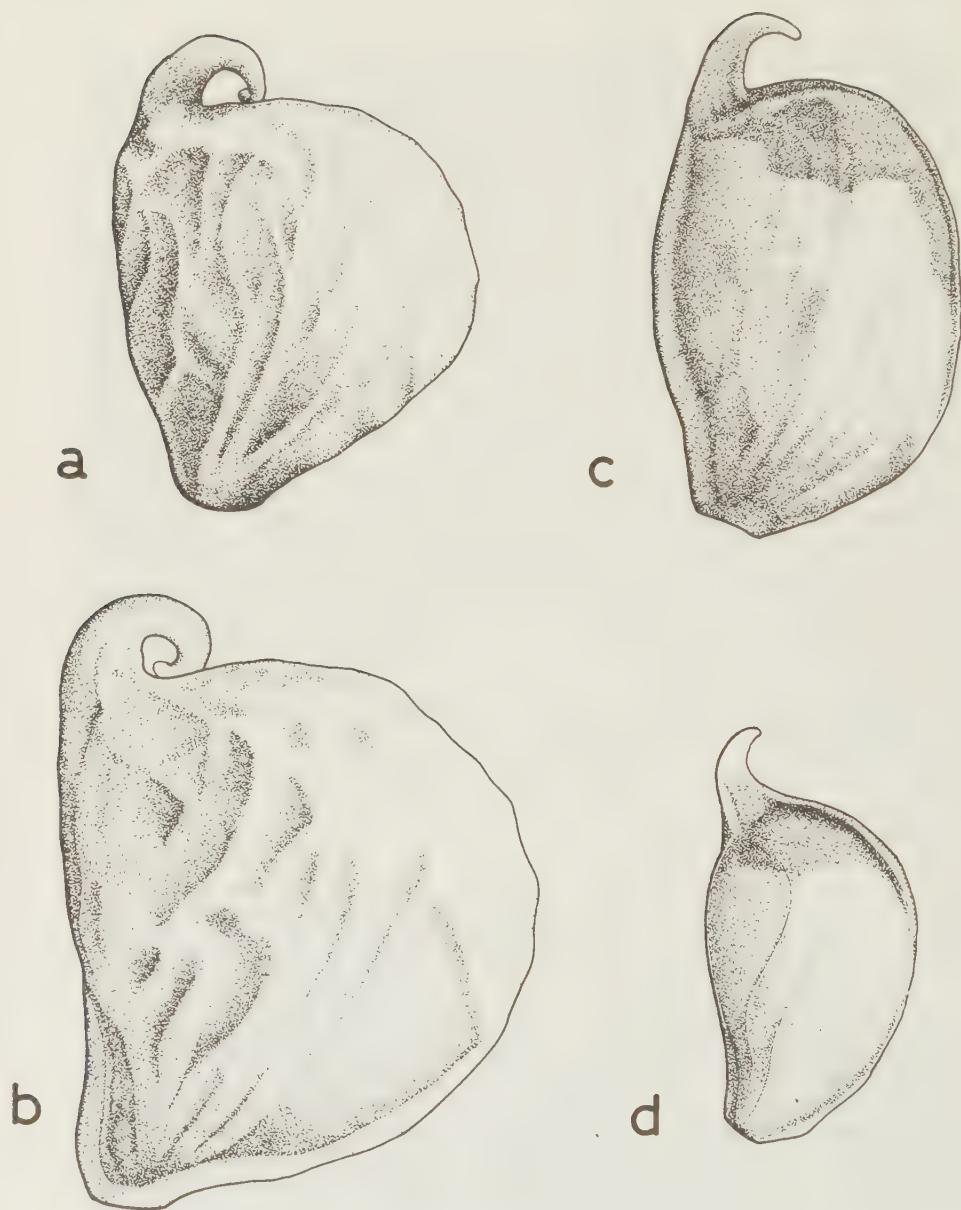


Fig. 39. — Akènes du *Ranunculus parnassifolius* s.l.
a, subsp. *cabrerensis* (Sierra de Cabrera, K02202). b, subsp. *cabrerensis* (Curavacas, K02203).
c, subsp. *parnassifolius* (Vallée de Llo, K02207). d, subsp. *favargeri* (Collado de la Canalona, K02201).

Ce dernier se distingue par ses petites fleurs [13 à 23(-28) mm] ainsi que par ses feuilles à limbe elliptique-lancéolé, d'un vert franc. Les échantillons typiques de cette nouvelle sous-espèce ont été prélevés dans la population très homogène du Collado de la Canalone (Picos de Europa). Par la faible dimension de leurs fleurs (13 à 17 mm de diamètre) et de leurs limbes foliaires (11 à 19 x 4 à 12 mm), ils apparaissent comme un type extrême. En revanche, dans ses stations des Pyrénées occidentales, disséminées entre le Pic du Ger et le Pic d'Anie, le subsp. *favargeri* offre en général des feuilles et des fleurs un peu plus grandes, mais tous ses autres caractères sont conformes aux plantes de la Canalone. Dans sa localité classique, le subsp. *favargeri* colonise un éboulis calcaire peu incliné et orienté au nord-est, qui suit la crête entre le Collado de la Canalone et la Peña Vieja, à quelque 2450 m d'altitude. En raison de la situation en crête, la mobilité du sol relève essentiellement de la cryoturba-tion et de l'action éolienne. Parmi les rares espèces qui croissent dans ce milieu aucune ne dépasse 1 à 4 cm de hauteur (cf. tableau 9, relevé 3). Il est intéressant de noter qu'aux altitudes inférieures, entre 1600 et 2200 m, le subsp. *favargeri* est remplacé par le subsp. *heterocarpus*. On peut donc se demander jusqu'à quel point il n'y a pas compétition entre les deux taxons, d'autant plus qu'aucune barrière écologique ne sépare leurs domaines respectifs, car les éboulis situés à la base de la Peña Vieja, colonisés par le tétraploïde, sont reliés aux crêtes par un cordon continu de rocaïles. En dehors de la chaîne cantabrique où nous ne connaissons que la station de la Canalone, le subsp. *favargeri* se retrouve dans les Pyrénées occiden-tales, au Pic du Ger et au Pic du Midi d'Ossau ainsi que sur la chaîne frontière entre le Somport et le Pic d'Anie.

De tous les taxons infraspécifiques subordonnés au *R. parnassifolius*, le subsp. *heterocarpus* est le plus répandu, ce qui nous avait conduit à le considérer, à tort, comme le type de l'espèce. Par rapport au subsp. *favargeri*, ses caractères différen-tiels les plus significatifs sont le rapport nombre d'étamines (15 à 50)/nombre de carpelles (30 à 120) inférieur à 1, le gynécée partiellement stérile ainsi que le taux élevé de microcytes et de microspores dépourvues de cytoplasme (50 à 90%, pl. VIc). Un caractère plus variable concerne le périanthe qui est partiellement avorté dans le type le plus courant, mais offre dans certaines populations suisses des corolles régulières [CH., Grand Chavalard (pl. VIId), Dents de Morcles, etc.]. Les formes décrites précédemment sous les noms de var. *parviflorus* DC. et *R. aloisii-ceballi* Guinea ($\equiv$ *R. parnassifolius* subsp. *alosisii-ceballi* Guinea) doivent sans doute lui être rapportées. Le premier taxon fondé sur des plantes des Alpes suisses ne recouvre que les formes à fleurs plus petites et à corolle irrégulière. Quant au *R. aloisii-ceballi*, son intérêt nous paraît plus faible encore. Guinea (1953) distingue dans les Picos de Europa, à côté du *R. parnassifolius* s.l. fréquent dans les éboulis ceinturant la base de la Peña Vieja (d'après nos observations il s'agit du subsp. *heterocarpus*), une forme particulièrement robuste (30 cm de hauteur, 18-flore) dont il n'a vu que peu d'exemplaires, peut-être un seul. Comme il précise "meum exemplar inventum est apud fontem La Vueltona, in pago Lloroza, via Aliva, ad Peña Vieja, exeunte mense augusto anni 1951, pluviis abundantis", cela laisse supposer que le *R. aloisii-ceballi* n'est qu'un accommodat d'endroits frais, récolté au cours d'une année exceptionnellement humide. La figure accompagnant la diagnose originale représente d'ailleurs un individu qui ne diffère de nos échantillons que par sa vigueur parti-culière. Par surcroît, les caractères cytologiques des plantes prélevées dans la station classique (La Vueltona) coïncident bien avec ceux du subsp. *heterocarpus*. Ainsi contrairement à l'opinion de l'auteur espagnol, nous ne croyons pas utile

de distinguer le *R. aloisii-ceballi* du *R. parnassifolius* tétraploïde, le plus courant dans les Picos de Europa. Reste à envisager le problème de nomenclature. La question qui se pose est de savoir si l'épithète *alosisii-ceballi* n'a pas un droit de priorité puisque nous assimilons la plante de Guinea au taxon tétraploïde. Comme il est de notre intention d'établir la sippe polyploïde au rang de sous-espèce, nous ne sommes tenu de reprendre l'épithète *alosisii-ceballi* que si elle a été publiée valablement dans cette position. Or, dans son travail, Guinea (1953) propose deux combinaisons différentes pour le même taxon, soit *R. aloisii-ceballi* et *R. parnassifolius* subsp. *alosisii-ceballi*. En vertu des règles de nomenclature, les "noms alternatifs" sont illégitimes s'ils ont été publiés après le premier janvier 1953, ce qui est précisément le cas ici. En conséquence, nous avons tout le loisir de légitimer au rang de sous-espèce l'épithète *alosisii-ceballi* ou de choisir un autre trinôme. Dans le cas précis, plutôt que de modifier l'acception originale du subsp. *alosisii-ceballi*, il nous a paru plus judicieux de définir un nouveau taxon, le subsp. *heterocarpus*, fondé sur une diagnose assez large pour qu'elle comprenne toutes les formes tétraploïdes du *R. parnassifolius*. De plus, le choix de la combinaison de Guinea pour coiffer toutes les plantes de moyenne altitude des Picos de Europa eût été contraire à l'opinion de l'auteur espagnol, d'où risque de confusion.

Le subsp. *heterocarpus* est inféodé dans les Picos de Europa à des éboulis situés entre 1600 et 2200 m (cf. tableau 9, relevé 4), les altitudes les plus élevées étant réservées au subsp. *favargeri*. Dans la région cantabrique, l'espèce collective est encore représentée à la Peña Ubina, mais jusqu'ici il ne nous a pas été possible de déterminer à laquelle des deux sous-espèces calcicoles appartient cette population. Dans cette station, le *R. parnassifolius* paraît souffrir de la concurrence du *R. seguieri* qui est beaucoup plus répandu. Le subsp. *heterocarpus* se retrouve dans les Pyrénées centrales et s'avance jusque sur la limite départementale entre l'Ariège et les Pyrénées-Orientales (Porteille d'Orlu, cf. tableau 9, relevé 5). A l'ouest, nous l'avons encore récolté sur le versant espagnol du Soum Blanc des Espécières. Dans cette partie des Pyrénées la ligne de partage entre les subsp. *heterocarpus* et subsp. *favargeri* doit passer peu à l'est du Pic du Ger et rejoindre la chaîne frontière aux environs du Pourtalet. Dans les Alpes, l'espèce collective n'est représentée que par le subsp. *heterocarpus* (fig. 38) dont les stations très éparées sont disséminées des Alpes-Maritimes (Mt Mounier) aux Alpes orientales (Eisenerzer Alpen).

La taxonomie infraspécifique du *R. parnassifolius*, telle que nous venons de l'établir, repose sur des critères morphologiques, cytologiques, palynologiques et écologiques en général bien tranchés. Remarquons toutefois que dans quelques rares stations, des formes de transition relient deux sous-espèces. Nous avons déjà tenté d'expliquer l'origine des individus pentaploïdes de Castanesa et de Barrossa par des croisements entre diploïde et tétraploïde. Dans ce cas pourtant, le phénotype des descendants pentaploïdes ressemble à s'y méprendre à celui des tétraploïdes. En revanche, dans les Pyrénées orientales, bien que nous n'ayons pas encore observé le subsp. *favargeri*, nous possédons dans notre herbier des échantillons ambigus qu'il nous est difficile de rapporter au subsp. *parnassifolius*. Ces termes de passage ont toutefois été récoltés dans le vallon situé entre le Pico de Segre et le Puigmal où l'on rencontre nombre d'éboulis mixtes constitués par un mélange de matériaux métamorphiques et calcaires. Il n'est donc pas exclu que le subsp. *favargeri* se trouve également dans les Pyrénées orientales, soit sur la chaîne frontière, soit en Sierra de Cadi où le *R. parnassifolius* est aussi mentionné. Quoi qu'il en soit, l'existence de quelques formes intermédiaires n'enlève rien au bien-fondé

du subsp. *favargeri*. Rappelons à titre de comparaison que dans les Pyrénées orientales, le *R. parnassifolius* subsp. *parnassifolius* croît à proximité du *R. pyrenaicus*. Leurs hybrides, le *R. luizetii*, dont Braun-Blanquet (1948) dit qu'il s'agit d'un hybride fixé, et le *R. flahaultii*, ainsi que leurs descendants par autofécondation ou rétrocroisement, constituent des populations qui présentent tous les intermédiaires entre les espèces parentales. Cependant aucun botaniste sérieux ne soutiendrait qu'il convient de réunir sous le même binôme les *R. parnassifolius* et *R. pyrenaicus* sous prétexte qu'ils offrent des termes de passages dus à des phénomènes d'introgression.

Au point de vue phylogénétique, si les trois sippes diploïdes peuvent être considérées comme des schizoendémiques dérivés d'un syngaméon primitif, l'évolution morphologique divergente qu'elles ont subie, ne ressort pas tant de leur isolement géographique ou génétique que de leur comportement écologique différent. Selon nous, la différenciation des deux sippes vicariantes, basophile et acidophile, est antérieure à la spéciation graduelle des deux sous-espèces silicicoles. Preuve en est la présence dans les Picos de Europa, à moins de 15 km l'un de l'autre, des deux taxons les plus éloignés par leur morphologie, soit au Collado de la Canalone le subsp. *favargeri* et à la Peña Prieta le subsp. *cabrerensis*. Les deux localités sont reliées d'ailleurs par une chaîne ininterrompue dont les altitudes ne descendent jamais en-dessous de 1600 m. En définitive, les deux sous-espèces ne sont isolées que par leurs exigences édaphiques distinctes. La première, basophile, est liée aux éboulis calcaires dont la matrice a un pH voisin de la neutralité ($\text{pH} \approx 7$), alors que le subsp. *cabrerensis* est inféodé à des sols bruts, siliceux ($\text{pH} 4$ à 4.5).

Comme nous l'avons mentionné plus haut, la subdivision du *R. parnassifolius* en quatre taxons de même rang a le défaut de ne pas rendre compte de leurs affinités respectives. Aussi croyons-nous utile de rappeler la parenté étroite qui lie le subsp. *parnassifolius* et le subsp. *cabrerensis*. Ces deux taxons, liés aux formations des Androsacetalia alpinae, constituent un couple de taxons schizoendémiques. Quant à la branche calcicole, caractéristique des Thlaspeetalia rotundifoliae, détachée très tôt du syngaméon primitif amphicline, elle comprend le subsp. *favargeri*, patroendémique pyrénéo-cantabrique duquel est issu un polyploïde plus largement répandu, selon toute probabilité agamosperme, à savoir le subsp. *heterocarpus*. Le schéma ci-dessous (fig. 40) résume la phylogénie de l'espèce collective *R. parnassifolius*.

Clé des sous-espèces du *Ranunculus parnassifolius* s.l.

- | | | | |
|-----|--|------------------------------|---|
| 1a. | Étamines en nombre inférieur ou égal au nombre des carpelles; microspores et carpelles en partie stériles; corolle blanche, le plus souvent irrégulière ou nulle | subsp. <i>heterocarpus</i> | |
| 1b. | Étamines en nombre supérieur au nombre des carpelles, microspores et carpelles tous fertiles, corolle régulière, blanche ou rose | | 2 |
| 2a. | Fleurs en cyme bipare lâche, pétales blancs | subsp. <i>favargeri</i> | |
| 2b. | Fleurs en cyme subombelliforme, pétales roses sur la page externe . . . | | 3 |
| 3a. | Akènes gros, fortement nervés | subsp. <i>cabrerensis</i> | |
| 3b. | Akènes petits, lisses à faiblement nervés | subsp. <i>parnassifolius</i> | |

Descriptions des sous-espèces

subsp. *parnassifolius*

Tige de 5 à 15 cm de hauteur, ramifiée dans la moitié supérieure seulement, pluriflore [(1-)3- à 6(-8)-flore]. Feuilles radicales vert sombre, à limbe elliptique, large, 1 à 1.6 fois plus long que large [1.7 à 4(-5.5) × 1.5 à 4(-5) cm], arrondi ou cordiforme à la base. Fleurs grandes (24 à 30 mm de diamètre), en inflorescence subombelliforme, à anthèse presque simultanée; corolle régulière; pétales 5, roses et veinés de pourpre sur la face externe, blancs, nervés de rose du côté interne; étamines nombreuses (50 à 140), pollen régulier; carpelles en tête hémisphérique, ordinairement peu nombreux (20 à 50), tous fertiles; akènes inconstants dans leur forme et leur dimension (2.5 à 3.5 mm de hauteur, rostre non compris), carénés ou non sur les faces antérieure et postérieure, à nervation peu apparente, souvent maculés de pourpre noirâtre au sommet, à bec court, grêle, arqué (fig. 39c). Nombre chromosomique: $2n = 16$. Habitat: schistes gothlandiens et dévonien des Pyrénées orientales.

subsp. *cabrerensis* Rothm.

Port très robuste; tige de 8 à 22 cm de hauteur, ramifiée dans la moitié supérieure seulement, 3- à 14-flore. Feuilles radicales vert sombre, très grandes, à limbe elliptique, parfois presque réniforme, 0.9 à 1.3 fois plus long que large [3 à 6(-9) × 3 à 5(-7) cm], toujours cordé à la base. Fleurs grandes (24 à 30 mm de diamètre), en inflorescence subombelliforme, à anthèse presque simultanée; corolle régulière; pétales 5, roses à pourpre vif sur la page externe, blancs, veinés de rose

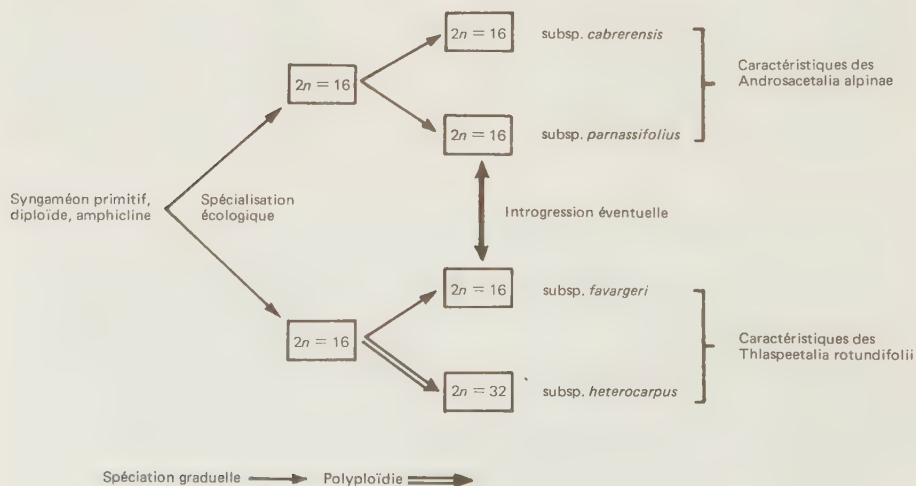


Fig. 40. — Essai de phylogénie de l'espèce collective *R. parnassifolius*.

Relevé 1	Relevé 2	Relevé 3
F., P.-O., Vallée d'Eyne, 2450 m	E., León, Sierra de Cabrera, Picón, 1950 m	E., Sa., Picos de Europa, Collado de la Canalona
<i>Poa cenisia</i> s.l.	<i>Poa cenisia</i> s.l.	<i>Paronychia kapela</i> subsp. <i>serpyllifolia</i>
<i>Helictotrichon montanum</i>	<i>Rumex suffruticosus</i>	<i>Iberis</i> cf. <i>petraea</i>
<i>Papaver suaveolens</i>	<i>Silene foetida</i>	<i>Erysimum</i> cf. <i>grandiflorum</i>
<i>Xatartia scabra</i>	<i>Eryngium duriae</i>	<i>Potentilla nivalis</i>
<i>Galeopsis pyrenaica</i>		<i>Galium pyrenaicum</i>
<i>Carduus carlinoides</i>		<i>Senecio boissieri</i>
<i>Senecio leucophyllus</i>		<i>Crepis pygmaea</i>
<i>Crepis pygmaea</i>		
Relevé 4	Relevé 5	Relevé 6
E., Sa., Picos de Europa, Peña Vieja, Aguja, 1960 m	F., P.-O., Portetille d'Orlu, 2300 m	CH., Valais, Grand Chavalard, 2100 m
<i>Helictotrichon montanum</i>	<i>Poa cenisia</i>	<i>Trisetum distichophyllum</i>
<i>Helictotrichon cantabricum</i>	<i>Arenaria multicaulis</i>	<i>Sesleria coerulea</i>
<i>Paronychia kapela</i> subsp. <i>serpyllifolia</i>	<i>Hutchinsia alpina</i>	<i>Thlaspi rotundifolium</i>
<i>Erysimum</i> cf. <i>grandiflorum</i>	<i>Scutellaria alpina</i>	<i>Viola cenisia</i>
<i>Iberis</i> cf. <i>petraea</i>	<i>Campanula cochleariifolia</i>	<i>Galium helveticum</i>
<i>Lithodora diffusa</i>	<i>Carduus carlinoides</i>	<i>Campanula cochleariifolia</i>
<i>Linaria filicaulis</i>	<i>Doronicum grandiflorum</i>	<i>Valeriana montana</i>
<i>Crepis pygmaea</i>	<i>Crepis pygmaea</i>	<i>Crepis pygmaea</i>

Tableau 9. — Relevés sommaires des espèces compagnes les plus caractéristiques du *R. parnasifolius* s.l.

du côté interne; étamines nombreuses (60 à 150); pollen régulier; carpelles en tête hémisphérique à subglobuleuse (7 à 12 mm x 7 à 10 mm), ordinairement peu nombreux (15 à 50), tous fertiles; akènes gros (2.6 à 4 mm de hauteur, rostre non compris) fortement nervés (fig. 39a, b), à bec recourbé dès la base, enroulé en une spirale complète. Nombre chromosomique: $2n = 16$. Habitat: rocaïles siliceuses de la chaîne cantabrique (Sierra de Cabrera, Peña Prieta au Portillo de las Yeguas, Curavacas).

subsp. *favargerii* Küpfer, subsp. nova

Caulis 4-12 cm altus a tertia vel dimidia parte ramosus 1-6 florus. Folia radicalia prasina limbo lanceolato-elliptico longitudine latitudinem aequante vel 3-plo longiore [1-2(-2.4) x 0.5-1.5(-2) cm] rotundato basive cordato. Flores parvi [13-23 (-28) mm longi] in cymam bipartitam dispositi anthesi succedenti. Corolla regularis quinque petalis candidis. Stamina numerosa (60-120). Pollinis grana regularia. Carpella pauca [15-30(-60)] omnia fertilia. Achenia parva (rostro excluso 2-3 mm longa) leviter nervosa vel enervia rostro gracili basi erecto apicem versus recurvo (fig. 39d). Numerus chromosomatum: $2n = 16$. Habitat in glaris calcareis montium

"Picos de Europa" Cantabriae loco "Collado de la Canalona" dicto et in montibus Pyrenaeis occidentalibus. **Holotypus:** E., Sa., Picos de Europa, Collado de la Canalona, 2450 m, NEU *K02201*.

subsp. **heterocarpus** Küpfer. **subsp. nova**

Caulis 5-20(-30) cm altus a tertia vel dimidia parte ramosus 1-10(-18) florus. Folia radicalia prasina limbo late lanceolato vel cordato longitudine latitudinem aequante vel sesquialongiore [$1.4-3(-3.6) \times 1-2.4(-2.8)$ cm]. Flores in cymam bipartitam laxam raro in inflorescentiam subumbelliformem dispositi. Corolla saepe irregularis petalis aliquot abortivis vel regularis (20-30 mm diametro). Petala 0-5(-6-10) candida. Stamina pauca (15-50). Pollinis grana irregularia (50-90 per centum abortiva vel manifeste minora quam ad modum). Carpella numerosa (30-120) pro parte sterilia [30-80(-100) per centum abortiva]. Achenia rostro excluso 2.2-3.2 mm longa leviter raro valde nervosa rostro curvato vel circinato. Numero chromosomatum $2n = 32, 40$. Habitat in glaris Alpium, Pyrenaeumve (occidentalibus exceptis) et Cantabriae (ad "Picos de Europa"). **Holotypus:** CH., Valais, Grand Chavalard, versant ouest, 2100 m, NEU *K02208*.

Genres *Ptilotrichum* C. A. Meyer et *Hormathophylla* Cullen & Dudley

Le genre *Ptilotrichum* a été créé par C. A. Meyer (in Ledebour, 1831) pour séparer du genre *Alyssum* deux espèces asiatiques à fleurs blanches ou roses, *Pt. canescens* (DC.) C. A. Meyer du sud-ouest de la Sibérie et du Tibet et *Pt. elongatum* (DC.) C. A. Meyer, taxon sibéro-mongol. En fondant son nouveau genre, l'auteur allemand se référait essentiellement aux caractères floraux, soit principalement aux pétales entiers, aux filets des étamines tous dépourvus d'appendice et à l'absence de glandes placentaires. Par la suite, plusieurs auteurs ont rapporté au genre *Ptilotrichum* différentes espèces dont le seul caractère commun était la couleur blanche, exceptionnellement rose, des fleurs. Dans son acception la plus large, le genre *Ptilotrichum* compte une trentaine de taxons dont la majorité appartient à la flore d'Europe australe et d'Asie Mineure.

Il n'est pas dans notre intention de broser ici l'historique complet du genre *Ptilotrichum*. Nous nous contenterons d'en souligner les étapes les plus marquantes.

- Dans la relation de son "Voyage botanique dans le Midi de l'Espagne", Boissier (1839-1845) discute la position systématique de quelques *Alysseae* à fleurs blanches et à filets inappendiculés. Après avoir rejeté le genre *Lobularia* Desv., le matériel qu'il avait entre les mains étant dépourvu de glandes placentaires et offrant des silicules éerves, Boissier (vol. 2: 45) note: "J'ai préféré réunir ces espèces au genre *Ptilotrichum*... en étendant un peu les caractères. J'avoue que ces caractères sont plutôt négatifs, et que si mon *Pt. purpureum* ressemble tout à fait aux espèces sibériennes, les autres du groupe de l'*halimifolium* en diffèrent un peu par le port; mais je n'ai pas osé faire là une nouvelle coupe à laquelle aucun caractère positif ne m'autorisait". Boissier donnait ensuite une liste de

huit espèces pour lesquelles il proposait le transfert du genre *Alyssum* dans le genre *Ptilotrichum*.

- En 1867, Boissier dans “Flora Orientalis” (vol. 1: 287) modifiait encore la définition du genre en décrivant la pubescence comme étant non plus strictement formée de poils étoilés, mais présentant des poils écailleux-étoilés ou rarement bipartites. Cette dernière précision lui permettait d’inclure dans le genre les *Pt. cappadocicum* (Willd.) Boiss. et *Pt. glabrescens* Boiss., aujourd’hui inclus dans le genre *Bornmuellera* Hausskn.
- Beaucoup plus récemment, Heywood (1964, in Tutin & al., vol. 1: 305) adopte partiellement le point de vue de Boissier et attribue à la flore d’Europe quelques dix espèces dont neuf sont cantonnées dans les montagnes du sud de la France et en Espagne, seul le *Pt. rupestre* (Ten.) Boiss. offrant une aire plus orientale.
- Une position diamétralement opposée est défendue par Dudley & Cullen dans une étude de la tribu des *Alysseae* datant de 1965. Le genre *Ptilotrichum* s’y trouve démantelé et dispersé dans pas moins de sept genres, dont un nouveau, *Hormathophylla* Cullen & Dudley. Pour le seul genre *Alyssum*, trois sections différentes sont concernées par ces transferts. Afin de donner une idée du bouleversement taxonomique engendré par le travail de Dudley & Cullen et pour faciliter la compréhension de la discussion qui suit, nous donnerons ci-dessous une liste non exhaustive, des espèces qui toutes ont été rapportées au genre *Ptilotrichum* à un moment quelconque de leur histoire nomenclaturale. Nous ne nous attarderons pas à établir la synonymie complète de chaque taxon; seuls les binômes les plus usités ont été retenus. Ces derniers, empruntés à Boissier (l.c.), Bush (in Komarov, vol. 8, 1939) et Heywood (l.c.), figurent dans la première colonne et sont placés par ordre alphabétique des épithètes. En regard de chaque binôme nous avons porté la nomenclature telle qu’elle est proposée par Dudley & Cullen.

<i>Pt. cadevallianum</i> (Pau) Heywood	<i>Hormathophylla cadevalliana</i> (Pau) Dudley
<i>Pt. canescens</i> (DC.) C. A. Meyer	<i>Alyssum canescens</i> DC., sect. <i>Alyssum</i>
<i>Pt. elongatum</i> (DC.) C.A. Meyer	<i>Alyssum tenuifolium</i> Willd., sect. <i>Alyssum</i>
<i>Pt. halimifolium</i> Boiss.	<i>Aurinia halimifolia</i> (Boiss.) Cullen & Dudley
<i>Pt. lapeyrousianum</i> (Jordan) Jordan	<i>Alyssum lapeyrousianum</i> Jordan, sect. <i>Tetradenia</i> (Spach) Dudley
<i>Pt. longicaule</i> (Boiss.) Boiss.	<i>Hormathophylla longicaulis</i> (Boiss.) Cullen & Dudley
<i>Pt. macrocarpum</i> (DC.) Boiss.	<i>Alyssoides macrocarpum</i> (DC.) Cullen & Dudley

<i>Pt. purpureum</i> (Lag. & Rodr.) Boiss.	<i>Alyssum purpureum</i> Lag. & Rodr., sect. <i>Alyssum</i>
<i>Pt. pyrenaicum</i> (Lapeyr.) Boiss.	<i>Hormathophylla pyrenaica</i> (Lapeyr.) Cullen & Dudley
<i>Pt. reverchonii</i> Degen & Hervier	<i>Hormathophylla reverchonii</i> (Degen & Hervier) Cullen & Dudley
<i>Pt. rupestre</i> (Ten.) Boiss.	<i>Aurinia rupestris</i> (Ten.) Cullen & Dudley
<i>Berteroa spathulata</i> (Stephan) C. A. Meyer [= <i>Pt. cretaceum</i> (Adams) C. A. Meyer]	<i>Hormathophylla spathulata</i> (Stephan) Cullen & Dudley
<i>Pt. spinosum</i> (L.) Boiss.	<i>Alyssum spinosum</i> L., sect. <i>Tetradenia</i> (Spach) Dudley
<i>Pt. tenuifolium</i> (Willd.) C. A. Meyer	<i>Alyssum tenuifolium</i> Willd.
<i>Pt. wageri</i> Jafri	—

Un simple coup d'œil sur le tableau ci-dessus suffit à révéler la complète remise en question par Dudley & Cullen, non seulement du genre *Ptilotrichum*, mais de toute la tribu des *Alysseae*. Même les espèces que nombre de botanistes considéraient comme voisines, tels les *Pt. macrocarpum* et *Pt. spinosum*, sont placées dans des genres distincts. Dudley & Cullen fondent leur argumentation sur le fait que les caractères invoqués par Meyer, en particulier le nombre de graines (une) par loge, les filets édentés et la couleur blanche des fleurs, sont inconstants. Ils affirment en outre que le type même du genre, le *Pt. canescens*, appartient en fait au genre *Alyssum* (section *Alyssum*).

Si nous reconnaissons avec Dudley & Cullen que l'acception du genre *Ptilotrichum*, telle qu'elle a été modifiée par extension depuis sa publication originale, a conduit à la création d'un groupe d'espèces artificiel et hétérogène, nous ne pouvons pas suivre ces auteurs dans toutes leurs conclusions. En admettant, comme ils le soutiennent, que les critères utilisés par Meyer sont sujets à de nombreuses variations et susceptibles de se réaliser dans des genres sans affinités systématiques réelles, il est un caractère en revanche qui a passé inaperçu ou a été mal compris. En effet, le nom même de *Ptilotrichum* (du grec *ptilon* - plume, et *thrix* - poil) ne laisse subsister aucun doute quant à l'intention de Meyer d'attirer l'attention sur le trichome. Il indique à cet effet dans la diagnose "pube bi- vel 4-radiata: radii plumosis". Nos propres observations sur du matériel d'herbier de diverses provenances se rapportant aux *Pt. canescens* et *Pt. tenuifolium*, ainsi que sur des plantes vivantes, ont confirmé ses assertions. Les poils offrent une silhouette dérivée de la structure en navette. Un axe principal (plus rarement deux), apprimé, attaché au limbe par sa partie médiane, porte des ramifications latérales perpendiculaires (pl. Xa) et rappelle ainsi la structure du trichome du genre *Bornmuellera*. Chez toutes les espèces européennes du genre *Ptilotrichum*, le poil est en revanche étoilé, à ramifications dichotomiques, sans axe principal (pl. Xb-d).

A la suite du travail de Meyer, les auteurs qui se sont intéressés aux *Ptilotrichum* asiatiques n'ont pas su exploiter ce critère dont l'importance taxonomique n'est plus

à démontrer puisque nombre de genres appartenant aux *Cruciferae* sont définis sur la base de la structure du trichome. Boissier (1839-1845, 2: 45) écrit à tort: "M. Meyer attribue aux *Ptilotrichum* de Sibérie une pubescence étoilée à rayons plumeux; ces rayons ne sont pas proprement plumeux, mais ils le paraissent quelquefois lorsqu'ils sont soudés irrégulièrement trois ou quatre ensemble par la base, au-delà du point central qui les réunit". Si quelques années plus tard (1867) dans la description du genre tel qu'il le conçoit Boissier ajoute "pube ... rarius bipartita", ce n'est pas dans le but de corriger son opinion précédente sur les espèces asiatiques, mais bien d'élargir l'acception du genre pour y faire entrer les espèces incluses aujourd'hui dans le genre *Bornmuellera*. Dudley & Cullen à leur tour ne semblent pas avoir été frappés par la nette différence qu'offre la pubescence des deux espèces de Meyer par rapport à celle de tous les *Ptilotrichum* européens (au sens de Heywood).

D'autres critères, d'ordre végétatif et cytologique, viennent renforcer l'idée que le genre *Ptilotrichum*, tel qu'il a été décrit par Meyer, constitue bien une entité indépendante des *Alyssum* d'une part, des *Alysseae* européennes à fleurs blanches d'autre part.

- Les individus du *Pt. tenuifolium* que nous avons suivis en culture sont des hémicryptophytes dont la multiplication végétative est assurée par la production de nombreux stolons hypogés filiformes, adaptation liée selon toute probabilité aux exigences édaphiques de ce taxon, Bush (l.c.) décrivant les stations favorables par: "endroits rocailleux et secs". En revanche, toutes les espèces européennes offrent des axes aériens vivaces (chaméphytes) exception faite peut-être des *Pt. rupestre* et *Pt. purpureum* dont l'appareil végétatif aérien est moins développé et qui représentent un type biologique intermédiaire. De plus, aucun de ces taxons n'émet de stolons; seul le *Pt. purpureum* offre dans certains cas une ramification souterraine de la souche lui permettant, sur les sols instables, de résister à l'ensevelissement.
- L'étude cytologique du *Pt. tenuifolium* a été réalisée récemment par Měsíček & Soják (1972) sur des plantes provenant de la région d'Ulan-Bator en Mongolie septentrionale. Ces auteurs ont dénombré sur des mitoses de méristèmes radiculaires $2n = 88$. Ils en déduisent que le nombre de base est conforme à celui déterminé sur les espèces européennes du genre (*Pt. spinosum* et *Pt. halimifolium*) soit $x = 8$. Nous ne pouvons cependant pas nous rallier à leur conclusion. Le nombre zygotique devant nécessairement être un multiple pair du nombre de base, leur résultat $2n = 88$, s'il est exact, doit être interprété comme étant octoploïde sur la base de $x = 11$. Ce nombre 11 est d'autant plus exceptionnel que dans la tribu des *Alysseae*, assez homogène au point de vue cytologique, il n'a été trouvé jusqu'ici que dans les genres *Lobularia* et *Hormathophylla* (voir ci-dessous). Nos propres observations cytologiques effectuées sur des plantes mises en culture à Neuchâtel à partir de graines reçues de Průhonice, mais récoltées au sud-est du lac Baïkal (Sibérie centrale, "in valle Monachova padj, 5 km versus orientem a vico Curulba, 550 m") ne nous ont pas permis de confirmer d'une manière certaine les résultats des auteurs tchèques. N'ayant pas voulu sacrifier l'unique inflorescence que nous avons obtenue en fixant les anthères, nous avons dû nous contenter des mitoses de méristèmes radiculaires. Celles-ci offrent

certaines difficultés tant par le nombre élevé et la petitesse des chromosomes que par la présence dans le caryotype d'une ou deux paires de chromosomes plus longs. Lorsque deux chromosomes courts sont rapprochés par leur extrémité, ils peuvent simuler un chromosome plus long d'où des erreurs possibles d'interprétation. Nos résultats obtenus sur cinq individus différents sont compris entre $2n = 90$ et 92 chromosomes; jamais nous n'avons compté incontestablement moins de $2n = 90$. Les meilleures images métaphasiques, dont l'une est reproduite par la figure 41a, montraient $2n = 92$.

Les données cytologiques rapportées ici, trop fragmentaires encore et contradictoires, ne nous permettent pas d'établir avec certitude le nombre chromosomique du *Pt. tenuifolium*. Cependant nous pouvons déjà affirmer que, quel que soit le nombre zygotique réel, 88, 90 ou 92, le nombre de base ne peut pas être $x = 8$, aucun de ces nombres n'étant un multiple pair de 8. Si le caryotype à $2n = 92$ devait être retrouvé dans d'autres populations, le *Pt. tenuifolium* serait un polyploïde sur la base de $x = 23$. Comme la fréquence du nombre $x = 8$ dans la tribu des *Alyseae* donne à penser qu'il représente le caryotype primitif dont seraient issus les autres nombres de base, $x = 23$ serait sans doute dérivé de 24 (nombre gamétique d'un taxon ancestral hexaploïde à $x = 8$) par perte d'un chromosome.

Les arguments que nous avons énumérés ci-dessus nous paraissent suffisamment forts pour nous autoriser à conclure que le traitement proposé originalement par Meyer (l.c.) et défendu par Bush (l.c.), soit l'établissement d'un genre *Ptilotrichum* endémique du centre de l'Asie et comportant trois espèces (*Pt. canescens*, *Pt. tenuifolium* et *Pt. wageri*¹), est le plus conforme aux données morphologiques et cytologiques. Les espèces européennes du genre *Ptilotrichum* (au sens de Heywood) doivent en conséquence porter un autre nom générique.

Nous croyons bon de rappeler ici les positions opposées tenues respectivement par Heywood (l.c.) et par Dudley & Cullen (l.c.). Le premier auteur groupe dans le même genre (*Ptilotrichum*) dix taxons à fleurs blanches ou roses de la flore européenne alors que ces mêmes espèces sont distribuées par Dudley & Cullen dans quatre genres différents, deux sections du genre *Alyssum* étant concernées. L'opposition fondamentale de ces deux conceptions résulte du fait que chaque auteur s'est appuyé sur des critères différents pour définir les genres, Heywood fait appel à la couleur des pétales et à la morphologie de l'androcée alors que Dudley & Cullen semblent donner plus de poids aux caractères végétatifs.

Le choix des caractères ayant une valeur taxonomique, qui comporte une part inévitable de subjectivité, apparaîtra comme très important puisque suivant que l'on s'adresse à l'un ou à l'autre, il en découlera une classification différente. Nous nous sommes donc efforcé de prendre en considération un éventail aussi large que possible de caractères se référant tant à l'appareil végétatif qu'à l'appareil floral. Les critères que nous avons retenus et qui nous paraissent devoir entrer dans la diagnose des genres sont: le type biologique, la dimension et la phyllotaxie des rejets stériles, la structure du trichome, la morphologie de l'androcée, la persistance ou non de débris foliaires sur la souche. Les caractères séminaux (présence d'une aile ou de

¹ Le *Pt. wageri*, décrit récemment par Jafri (1957), serait affine mais bien distinct du *Pt. canescens*.

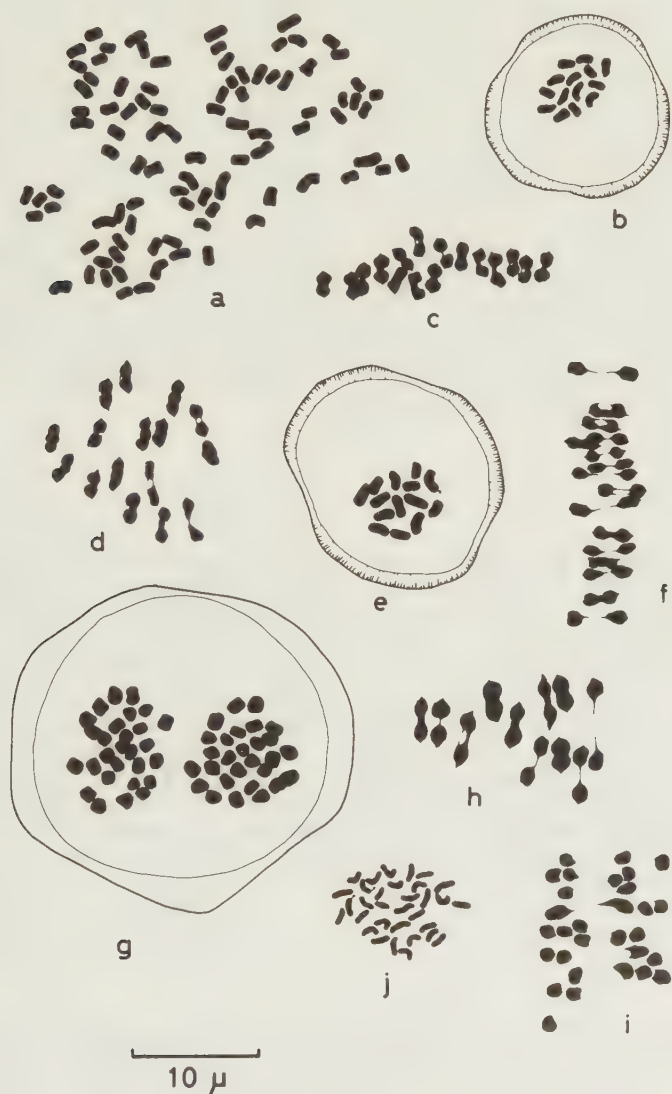


Fig. 41. — a, *Ptilotrichum tenuifolium*, mitose de racine. b, *Hormathophylla cadevalliana*, première mitose pollinique. c, *H. halimifolia*, métaphase I. d, *H. macrocarpa*, métaphase I. e, *H. reverchonii*, première mitose pollinique. f, *H. pyrenaica*, métaphase I. g, *H. longicaulis*, anaphase I. h, *H. cochleata*, métaphase I. i, *H. lapeyrousiana*, anaphase I. j, *H. halimifolia*, mitose de l'ovaire.

mucilage) et la forme des fruits n'interviennent qu'en deuxième instance pour définir à l'intérieur des genres, les groupes d'espèces ayant les affinités les plus prononcées. Sur cette base, nous avons procédé à la confrontation des différentes espèces européennes et avons observé que huit d'entre elles étaient semblables par leurs rejets stériles courts plus ou moins dressés, à feuilles inférieures entièrement caduques, leur trichome à poils étoilés, leurs étamines inappendiculées, non dentées (fig. 42) et leur style persistant. Ces espèces, dont nous donnons la liste ci-après en suivant la nomenclature adoptée par Heywood, sont dans tous les cas des chaméphytes fruticuleux. Il s'agit des *Pt. cadevallianum*, *Pt. halimifolium*, *Pt. lapeyrou-sianum*, *Pt. longicaule*, *Pt. macrocarpum*, *Pt. pyrenaicum*, *Pt. reverchonii*, *Pt. spinosum*.

La deuxième difficulté résidait dans le choix du genre auquel devaient être rattachés les huit taxons en question. A cette fin, nous avons passé en revue l'ensemble des genres groupés sous le pavillon des *Alysseae*, en accordant une attention particulière aux genres dont les noms figurent dans la synonymie des espèces précitées. Cependant, afin d'éviter des redites, nous ne défendrons notre position que pour les quelques genres les plus affines des "*Ptilotrichum*" européens et par là les plus propres à entrer en considération.

Alyssum L.

Bien que tous les caractères que nous ayons retenus soient susceptibles de se réaliser dans le genre *Alyssum*, ils ne se trouvent jamais exprimés simultanément dans l'une de ses six sections, hormis la section *Tetradenia* (Spach) Dudley dont le type est par ailleurs une des huit espèces dont le statut est discuté ici, soit l'*A. spinosum*. La question est alors de savoir si les "*Ptilotrichum*" européens constituent une entité suffisamment originale pour justifier un traitement taxonomique indépendant ou au contraire s'il faut suivre les partisans d'un grand genre *Alyssum*. La deuxième option aurait eu l'avantage de rétablir des binômes déjà usités puisque la majorité des basionymes portent *Alyssum* comme nom générique; cependant, nous croyons que les différences morphologiques entre les "*Ptilotrichum*" et le type du genre *Alyssum* (*A. montanum* L.) sont suffisamment prononcées pour autoriser l'établissement d'un autre genre. Cette manière de voir est en quelque sorte déjà consacrée par "Flora Europaea".

Alyssoides Miller

Le genre *Alyssoides*, auquel Dudley & Cullen (l.c.) rapportent le *Ptilotrichum macrocarpum* et dont le type est l'*A. utriculatum* (L.) Medicus, présente plusieurs caractères ne coïncidant pas avec la description des "*Ptilotrichum*" européens. Il s'agit entre autres des feuilles sèches persistant, au moins en partie, sur la souche, de la pubescence le plus souvent mixte, offrant des poils en navette et des poils étoilés, le calice à sépales internes sacciformes, l'androcée à filets des étamines aplatis, ailés, les loges 4 à 8-spermes, le style se desséchant en partie lors de la maturation des fruits. Il ne peut donc pas entrer en considération.



Fig. 42. - Etamines et nectaires des *Ptilotrichum elongatum* (a), *Hormatophylla cadevalliana* (b), *H. reverchonii* (c), *H. longicaulis* (d), *H. pyrenaica* (e), *H. macrocarpa* (f), *H. halimifolia* (g), *H. cochleata* (h), *H. spinosa* (i), *H. lapeyrousiana* (j), *Aurinia saxatilis* (k), *Aurinia rupestris* (l, m), *Berteroa spathulata* (n), *Berteroa incana* (o, p).

Aurinia Desv.

La description originale très succincte du genre *Aurinia* que l'on doit à Desvaux (1813) a récemment été complétée par Dudley (1964c) dans son "Synopsis of the genus *Aurinia* in Turkey". Pour établir la diagnose du genre, l'auteur américain se réfère non seulement au type, soit l'*A. saxatilis* (L.) Desv., mais aussi aux six autres espèces qu'il inclut dans le genre. Trois espèces y figurent pour la première fois; il s'agit des *A. (Ptilotrichum) halimifolia*, *A. (Ptilotrichum) rupestris*, *A. (Lepidotrichum) uechtritziana*. Cependant, quelle que soit l'acception du genre *Aurinia*, plusieurs de ses caractères ne s'accordent pas avec ceux des "*Ptilotrichum*" européens. Ce sont: la souche revêtue de vestiges foliaires, les filets des étamines nettement dilatés à la base (fig. 42k) ou pourvus d'une dent très obtuse et, pour la plupart des espèces, les pétales échancrés à bifides. Il ne nous paraît donc pas opportun de rapporter les "*Ptilotrichum*" au genre *Aurinia*.

Lobularia Desv.

Le genre *Lobularia* figure dans la liste des "nomina conservanda" et doit donc être utilisé en dépit du terme "*Konig*" proposé antérieurement par Adanson (1763). Le type du genre, *L. maritima* (L.) Desv., montre par rapport aux "*Ptilotrichum*" des différences marquées qui s'opposeraient au transfert de ces derniers sous le pavillon de *Lobularia*. Ces différences portent sur le trichome formé de poils en navette et sur des glandes hypogynes au nombre de 8 (au lieu de 4).

Koniga R. Br.

Tel qu'il a été décrit par R. Brown (1826), le genre *Koniga*, cité dans la synonymie de presque toutes les espèces de *Ptilotrichum*, est un synonyme de *Lobularia*. Comme il est fondé sur le même type, *K. maritima* (L.) R. Br., les raisons qui s'opposaient au choix du nom générique *Lobularia* sont valables ici.

Hormathophylla Cullen & Dudley

Le genre *Hormathophylla* a été décrit par Dudley & Cullen en 1965. Ces auteurs ont choisi comme type du genre une des plus remarquables espèces de la flore espagnole, à savoir l'*H. (Ptilotrichum) reverchonii*. Ils incluent encore dans le genre quatre autres espèces: les *H. cadevalliana*, *H. longicaulis*, *H. pyrenaica*, *H. spathulata*.

Il nous paraît utile de rappeler ici les termes de la diagnose originale: "Plantae perennes, fruticosae vel suffruticosae vel saltem ad basim induratae, caudicibus vel ramis crassis lignosis tortuosis cicatricosis, in partibus inferioribus denudatis, indumento albo obtectis. Caules floriferi erecti vel laxi, parce foliati. Surculi steriles numerosi conferti. Folia caulina inferiora et omnia folia caulium sterilium rosulata conferti, ovato-spathulata vel oblanceolata vel orbiculata, integra, ± obtusa vel truncata vel acuta vel cuspidata, 20-60 x (5-)7-30 mm, in petiolum abrupte constricta, petiolis longis (5-30 mm) munita, nerve mediano prominulo provisa, pilis stellatis mollibus

argenteo-albis dense oblecta. Folia caulina superiora lineari-oblongolata vel spatulata, basi sensim attenuata, $\pm$ acuta. Racemi contracti $\pm$ corymbosi. Sepala lateraliter valde saccata. Petala alba, obovata et integra vel spatulata et bifida. Filamenta omnia bilateraliter alata, basi dilatata saepe breviter dentata. Siliculae glabrae vel indumento parco oblectae, obovato-orbiculae vel rhomboideo-rotundae, 4-10 x 4-7 mm, gynophoris brevis vel absentis, loculis 2-4 ovulatis, valvis compressis valde reticulato-nervosis".

La description ci-dessus appelle deux commentaires; l'un a trait aux caractères invoqués, l'autre à l'acception du genre telle que l'entendent Dudley & Cullen.

- Notre propre expérience du genre, fondée sur l'observation "in situ" et en culture comparée des quatre représentants pyrénéen et ibérique cités par Dudley & Cullen, permet d'apporter les précisions ou rectifications suivantes: les sépales internes (latéraux) ne sont pas nettement sacciformes mais légèrement cucullés, plus rarement à peine sacciformes. La mention "pétales bifides" ne s'applique qu'à l'*H. spatulata*, la seule espèce asiatique rapportée au genre, les espèces ibériques ayant toutes des pétales entiers. Les silicules données comme ayant des valves comprimées sont plus ou moins turgides chez les trois espèces bétiques. Le désaccord le plus important concerne l'androcée. En effet, les filets des étamines sont dits "aillés, à base dilatée souvent brièvement dentée". En fait, ils offrent sur le frais une section circulaire ou elliptique. Exception faite du faisceau libéro-ligneux, ils sont formés d'un tissu très lâche qui se déforme lors du séchage et peut simuler une aile. D'autre part, la base n'est ni distinctement renflée, ni dentée, le diamètre du filet décroissant insensiblement de bas en haut (fig. 42b-e). A la décharge des auteurs anglo-saxons, il convient de remarquer qu'il est presque impossible de se faire une idée précise sur des exsiccata de la forme des fruits ou des filets.
- Compte tenu des corrections que nous venons d'apporter, la diagnose du genre *Hormathophylla* nous paraît correspondre sur tous les points importants (selon nous) aux caractères des espèces européennes du genre *Ptilotrichum*, exception faite peut-être des *Pt. purpureum* et *Pt. rupestre*. Nous verrons plus loin les raisons de cette réserve. Seuls quelques détails ayant trait respectivement à la dimension des feuilles et à la morphologie des silicules ou des rejets stériles ne coïncident pas complètement avec le phénotype des *Pt. halimifolium*, *Pt. macrocarpum*, *Pt. spinosum* et *Pt. lapeyrousianum*. Ces différences ne nous paraissent pas suffisantes cependant pour justifier la création d'un autre taxon, aussi nous proposons d'étendre l'acception du genre *Hormathophylla* en modifiant quelque peu la diagnose.

Hormathophylla Cullen & Dudley emend. Küpfer

Chaméphytes ligneux, fruticuleux ou suffrutescents; souche rameuse à écorce crevassée; rameaux étalés-dressés, couverts de cicatrices foliaires, canescents. Parties herbacées et jeunes rameaux vêtus d'un indument formé de poils étoilés apprimés ou dressés-entremêlés. Rejets stériles courts, à croissance annuelle faible (0.4 à 1 cm) ou médiocre [1 à 3(-5) cm]. Feuilles en rosette avant l'anthèse et parfois à

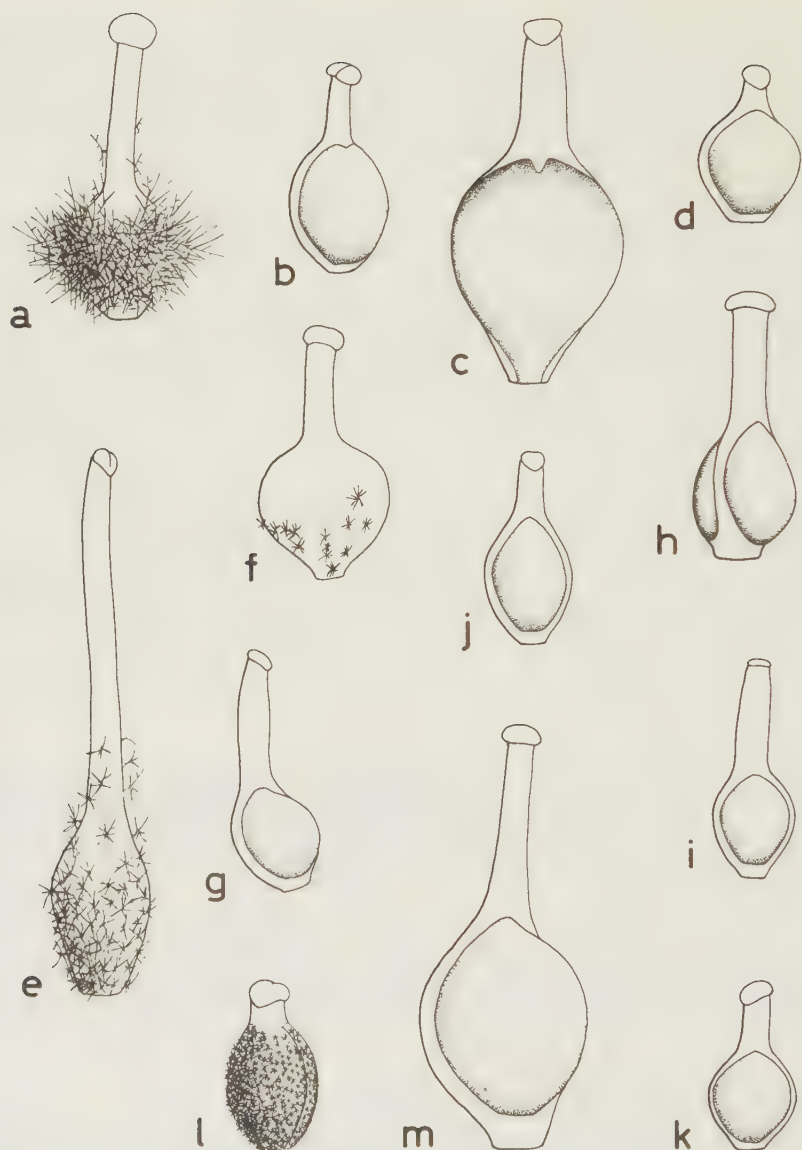


Fig. 43. — Ovaires (dessinés à l'anthèse) des *Ptilotrichum elongatum* (a), *Hormathophylla cadevalliana* (b), *H. reverchonii* (c), *H. longicaulis* (d), *H. pyrenaica* (e), *H. macrocarpa* (f), *H. halimifolia* (g), *H. cochleata* (h), *H. spinosa* (i), *H. lapeyrousiana* (j), *Aurinia saxatilis* (k), *Aurinia rupestris* (l), *Berteroa spathulata* (m).

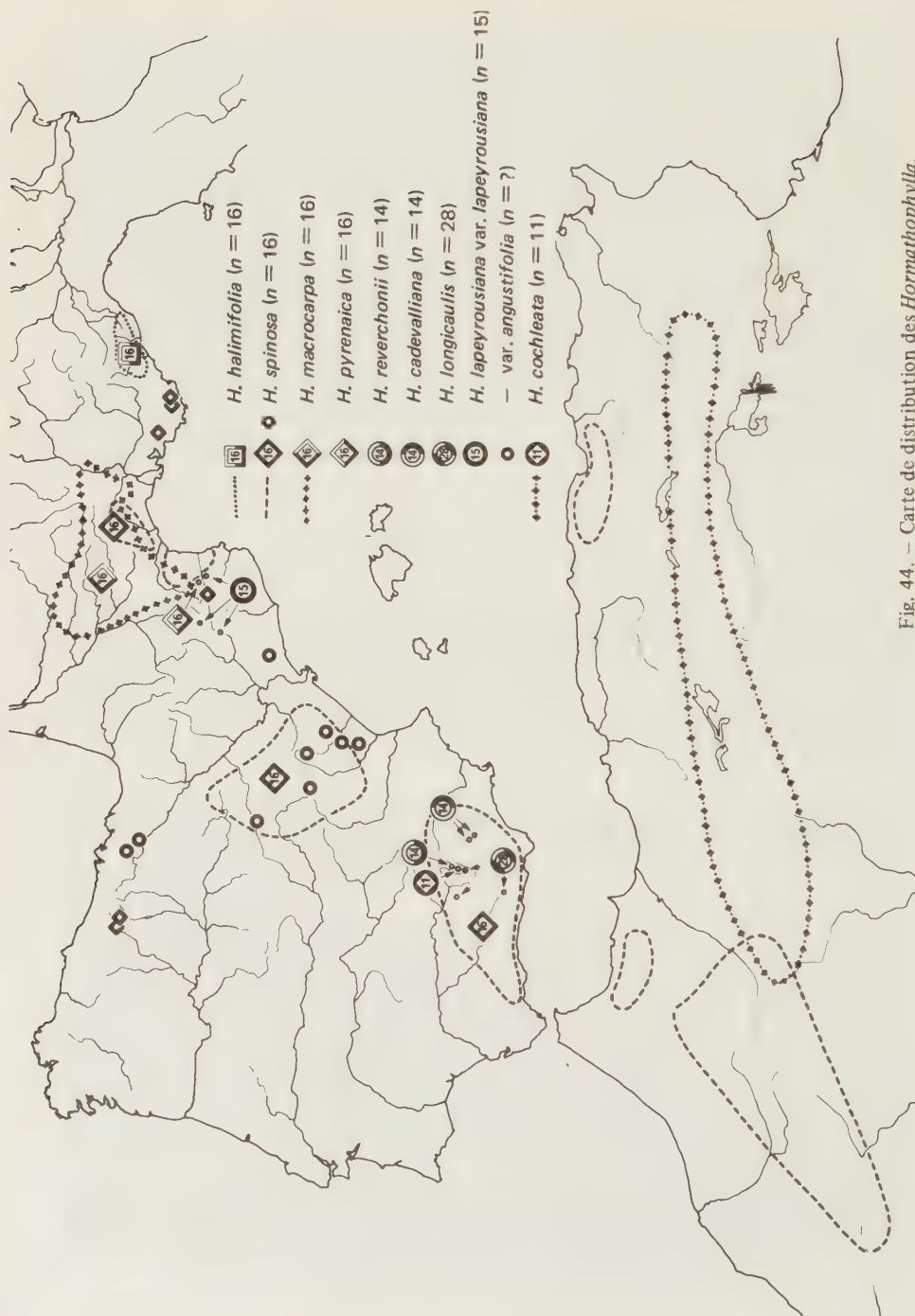
disposition plus lâche après la floraison, mais toujours rapprochées au sommet des axes stériles, entières, oblongues à obovales-spatulées, 2 à 5 fois plus longues que larges, argentées à blanches-tomenteuses, canaliculées ou pliées longitudinalement, épaisses, à nervure médiane seule visible et un peu saillante en dessous. Tiges florifères redressées-ascendantes à dressées, simples ou peu ramifiées, oligophylles à feuillées, à feuilles oblongues 3 à 8 fois plus longues que larges. Inflorescence dense au début de l'anthèse souvent sub-corymbiforme, s'allongeant $\pm$ après la floraison. Fleurs blanches, plus rarement roses, crème ou jaunes. Sépales dressés ou étalés peu ou pas cucullés, les internes pas ou à peine sacciformes. Pétales entiers spatulés, arrondis ou tronqués au sommet. Filets des étamines tous inappendiculés, non ailés et dépourvus de dents, à section transversale circulaire à elliptique, rarement un peu dilatés vers la base. Glandes hypogynes, valvaires, 4. Infrutescence en grappe dense, (au moins supérieurement) corymbiforme à pédicelles fructifères redressés ou en grappe lâche et à pédicelles étalés. Silicules latiseptées, comprimées ou turgides presque turbinées, à symétrie axiale ou bilatérale, à valves circulaires ou obovales, glabres ou à pubescence $\pm$ caduque. Replum hyalin, non reticulé-nervé. Style induré et persistant. Loges 2 à 6-ovulées, 1 à 2(-4)-spermes. Graines ailées ou marginées, mucilagineuses ou non.

Synopsis du genre Hormathophylla

L'endémisme très étroit de la majorité des espèces que nous rattachons au genre *Hormathophylla*, leurs affinités réciproques incertaines, le fait que plusieurs d'entre elles n'ont jamais été décrites d'une manière précise nous ont incité à en approfondir l'étude. Les observations morphologiques, écologiques et cytologiques que nous rapportons ici sont le fruit de l'examen "in situ" de toutes les espèces du genre. La plupart d'entre elles ont en outre été suivies en culture comparée.

Hormathophylla reverchonii (Degen & Hervier) Cullen & Dudley, Feddes Repert. 71: 218. 1965 $\equiv$ *Ptilotrichum (Alyssum) reverchonii* Degen & Hervier, Magyar Bot. Lapok 5: 2. 1906; Bull. Acad. Int. Géogr. Bot. 16: 224. 1906 (basionyme).

L'H. reverchonii, un des plus beaux joyaux de la flore bétique, occupe un territoire étroit entre les Sierras del Pozo, de Segura et de la Cabrilla (fig. 44). Chasmophyte exclusif, il est inféodé aux falaises calcaires généralement ombragées à des altitudes variant entre 1200 et 1800 m (Heywood, 1961). La population que nous avons étudiée croissait dans les gorges supérieures du Rio Borosa, à 1200 m d'altitude, au confluent des torrents de Valdecázores et del Infierno sur des rochers en exposition nord-est. Parmi les autres espèces qui colonisaient la station, nous avons noté les *Sarcocapnos crassifolia* var. *speciosa*, *Amelanchier ovalis*, *Anthyllis ramburei*. Lorsque nous l'avons récolté, le 22 juin 1970, l'*H. reverchonii* se trouvait être en fleur et en fruit nous permettant ainsi de procéder à des fixations de boutons floraux et de prélever des graines. Les observations cytologiques que nous avons réalisées sur plusieurs métaphases de la première mitose pollinique ont révélé $n = 14$, c'est-à-dire un nombre tétraploïde, si l'on admet $x = 7$ comme nombre de base. Un chromosome est pourvu d'un satellite (fig. 41e, témoin NEU K01134). Le pollen régulier, le fait

Fig. 44. - Carte de distribution des *Hormathophylla*.

qu'aucune mitose pollinique n'offre un nombre chromosomique supérieur ou inférieur permettent de conclure à la régularité parfaite de la méiose.

Description

Chaméphyte de 15 à 25(-30) cm, blanc argenté, à pubescence étoilée, soyeuse, poils à rameaux étalés-dressés, flexueux. Rejets stériles très courts, à feuilles disposées en rosette, lancéolées-spatulées, épaisses, grandes [3 à 4(-6.5) × 1 à 2(-3) cm], atténuées en pétiole plus court que le limbe. Hampes florales peu ou pas ramifiées, redressées, souples, feuillées. Feuilles caulinaires oblongues [1 à 2(-2.5) × 0.2 à 0.5 cm], atténuées à la base, 1 à 1.5 fois plus longues que les entre-nœuds. Fleurs blanches, grandes; pétales de 5.5 à 7(-8.5) mm de long sur 3 à 4.5 de large; sépales dressés légèrement cucullés; nectaires coniques-piriformes, étalés; anthères jaunes. Silicules dressées, nombreuses, groupées en grappe corymbiforme, elliptiques-obovales, arrondies ou tronquées au sommet, turgides, plus hautes que larges [6 à 8 × 4.5 à 6.5 mm]; valves glabres, à nervation réticulée peu marquées; style court [1.5 à 1.8(-2) mm]. Loges (2-)4-ovulées, 2(-4)-spermes; graines non mucilagineuses, elliptiques (3 × 2.5 mm), à aile étroite (0.2 à 0.4 mm). Floraison de mai à juin.

Hormathophylla cadevalliana (Pau) Dudley, Feddes Repert. 71: 218. 1965 ≡ *Alyssum cadevallianum* Pau, Mem. Mus. Ci. Nat. Barcelona, Ser. Bot., 1: 9, tab. 1. 1925 (basionyme) ≡ *Ptilotrichum cadevallianum* (Pau) Heywood, Feddes Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 66: 155. 1962 – *Alyssum bourgeanum* Jordan, Diagn.: 195. 1864, nom. nud.

L'H. cadevalliana a été récolté pour la première fois le 6 juin 1851 par Bourgeau à la Sierra de Santa Maria "dans les rochers de la région montagneuse supérieure". Cependant Bourgeau n'a pas reconnu dans sa trouvaille un taxon nouveau et a distribué ses exsiccata, qui portent le numéro 1553, sous le nom d'*Alyssum halimifolium* L. En 1864, Jordan dans ses premières "Diagnoses d'espèces nouvelles ou méconnues" démontre que la plante n° 1553 de la collection de Bourgeau n'appartient ni à l'*Alyssum halimifolium*, ni à l'*A. lapeyrousianum* et la nomme *A. bourgeanum*. Cette proposition n'a toutefois jamais été suivie à notre connaissance d'une diagnose quelconque qui aurait légitimé l'épithète choisie par Jordan. L'*A. bourgeanum* reste donc un "nomen nudum". Dans le "Prodromus Florae Hispanicae" Willkomm & Lange (1880, vol. 3: 803) attribuent le même échantillon au *Ptilotrichum longicaule*, point de vue suivi, en particulier, par Cuatrecasas (1929). C'est à Pau (1925) que revient le mérite d'avoir établi le statut définitif de l'*H. cadevalliana* sur la base du matériel récolté en juin 1921 par Gros sur El Maimon, petit massif dominant au nord-ouest Velez-Rubio. Depuis le travail de ce taxon, du moins sous ce nom. Le statut controversé et la rareté de l'*H. cadevalliana* nous ont incité à le rechercher dans sa localité classique. Le 19 juin 1970, nous avons retrouvé sa station, sur des rochers verticaux en exposition nord et à des altitudes comprises entre 1400 et 1500 m. Assez abondant, il était en fleur et en

fruit et côtoyait les *Moehringia intricata*, autre caractéristique des falaises ombragées, *Potentilla caulescens* et *Hieracium amplexicaule*.

Sur des mitoses polliniques très claires, nous avons déterminé $n = 14$ (fig. 41b, témoins NEU K01111 et K01112). Si le nombre gamétique est le même que chez l'*H. reverchonii*, nous n'avons pas retrouvé le chromosome satellitifère si constant chez ce dernier. Le pollen est ici encore très régulier. Ce résultat a été confirmé par la suite sur des mitoses de racines ($2n = 28$) prélevées sur des plantes mises en culture à Neuchâtel.

De nos recherches, il ressort que l'*H. cadevalliana* est un endémique extrêmement localisé dans la partie septentrionale de la province d'Almería (fig. 44), cantonné dans deux petites chaînes parallèles, la Sierra de Santa Maria et El Maimon, culminant respectivement à 1923 m et 1754 m; son caryotype est un multiple de 7.

Description

Chaméphyte de 15 à 25 cm, blanc argenté à trichome lépidote,¹ étoilé, apprimé. Rejets stériles très courts; feuilles disposées en rosette, lancéolées-spatulées, coriaces, [(2-)2.5 à 3(-4) × 0.5 à 0.8(-1.3) cm] atténuées en pétiole plus court que le limbe. Hampes florales peu ou pas ramifiées, dressées, rigides; feuilles caulinaires linéaires-oblongues [0.5 à 1(-1.5) × 0.1 à 0.3 cm], à limbe insensiblement atténué jusqu'à la base, espacées, 2 à 5 fois plus courtes que les entre-nœuds. Fleurs blanches; pétales longs de 4.5 à 6 mm sur 2 à 3 mm de large; sépales dressés, légèrement cucullés; nectaires coniques-piriformes, étalés; anthères jaunes. Silicules dressées, groupées en grappe corymbiforme (au moins les supérieures), obovales, tronquées au sommet, presque aussi larges que hautes [4.5 à 6.5 × 5 à 7(-8) mm], turgides; valves glabres à nervation réticulée peu distincte; style court [0.8 à 1.3(-1.8) mm]. Loges (2-)4-ovulées, 2(-4)-spermes; graines elliptiques [2.8 × 3.5 mm], non mucilagineuses, à aile large [0.4 à 0.6 mm]. Floraison de mai à juin.

Hormathophylla longicaulis (Boiss.) Cullen & Dudley, Feddes Repert. 71: 218. 1965 $\equiv$ *Alyssum longicaule* Boiss., Biblioth. Universelle Genève 13: 407. 1838 (basionyme) $\equiv$ *Ptilotrichum longicaule* (Boiss.) Boiss., Elenchus: 13. 1838 $\equiv$ *Lobularia longicaulis* (Boiss.) Steudel, Nomencl. Bot., ed. 2, 2: 64. 1840 ou 1841 $\equiv$ *Koniga longicaulis* (Boiss.) Nyman, Syll.: 200. 1854-1855.

Orophyte endémique des chaînes bétiques, l'*H. longicaulis* colonise les massifs périphériques à la Sierra Nevada (Dornajo, Trevenque, Halayones de Dilar) et plusieurs stations disséminées dans les Sierras Tejeda, de Mágina, de Cazorla et de Sagra (fig. 44). Lié au substrat calcaire, il croît tant sur les rochers en exposition sud que sur des parois verticales plus fraîches orientées au nord. En conséquence, il entre dans la composition floristique de groupements rupicoles, variés se rapportant à l'alliance du Saxifragion campoi, soumise à l'ordre des Potentilletalia caulescentis. Des deux stations que nous avons visitées, celle du Dornajo (2050 m) était la plus riche. L'*H. longicaulis* y colonisait, en toute exposition, l'association

¹Par lépidote, nous entendons que les poils étoilés, à rameaux rigides, se détachent comme des écailles.

à *Teucrium rotundifolium* et *Kernera boissieri* (Quézel, 1953), le matorral à xérophytes épineux, les terrasses de reboisement avec les *Arenaria grandiflora* et *Trisetaria velutina* et enfin les talus au bord de la route en compagnie des *Helictotrichon sarracenorum* et *Avenochloa bromoides*. D'après Heywood (1961), en S. de Cazorla où l'*H. longicaulis* croît à des altitudes inférieures (1250 à 1700 m), il préfère les falaises calcaires ombragées et fraîches.

Lors d'un premier sondage cytologique réalisé sur des boutons floraux fixés au Dornajo, (témoin NEU K01125) nous n'avions pas réussi à déterminer le nombre chromosomique exact. Sur des diacinèses et des anaphases I, notre meilleure approximation était $n = 28$ qui nous permettait d'assurer le statut polyploïde de l'*H. longicaulis*. La méiose paraissait régulière hormis la présence de 0 à 2 tétravalents qui ne semblaient pas troubler le déroulement de l'anaphase. Il est intéressant de noter que nous n'avons jamais observé d'association de plus de 4 chromosomes. Les fixations réalisées en 1970, sur la même population ont confirmé notre première impression. Nous avons déterminé avec précision $n = 28$ sur des anaphases I (fig. 41g, témoin NEU K01124) et des mitoses polliniques.

Ainsi des trois endémiques bétiques, l'*H. longicaulis* offre l'aire de répartition la plus étendue et correspond au plus haut degré de polyploidie. Au point de vue phénologique, il se distingue de toutes les autres espèces du genre par sa floraison tardive en juillet-août. Ce détail constitue un des critères de détermination le plus sûr pour le séparer de l'*H. cadevalliana*. A pareille époque et à altitude égale, les deux espèces les plus affines, les *H. cadevalliana* et *H. reverchonii*, sont déjà en fruits.

Description

Chaméphyte de 25 à 50(-60) cm, blanc argenté à trichome lépidote-étoilé, apprimé. Rejets stériles très courts; feuilles disposées en rosette, lancéolées-spatulées, épaisses, coriaces [1 à 2.5(-4) × 0.4 à 0.8(-1) cm], atténuées en pétiole plus court que le limbe. Hampes florales ramifiées supérieurement, dressées, rigides, cassantes; feuilles caulinaires linéaires-oblongues [10 à 20(-25) × 1.5 à 2.5(-3.5) mm], espacées, 2 à 4 fois plus courtes que les entre-nœuds, à limbe insensiblement atténué jusqu'à la base. Fleurs blanches, pétales petits [2.8 à 3.5 × 1.2 à 1.6 mm]; sépales dressés, à peine cucullés; nectaires coniques-piriformes, étalés; anthères jaunes. Silicules dressées, les supérieures groupées en grappe corymbiforme, obovales, arrondies à tronquées au sommet [4 à 6 × 4.5 à 6.5 mm], un peu turgides; valves glabres à nervation réticulée peu distincte; style court [0.4 à 1 mm]. Loges 2 à 4-ovulées, 1 à 2-spermes; graines elliptiques à circulaires [2.5 × 3 mm], non mucilagineuses, à aile large [0.3 à 0.5 mm]. Floraison de juillet à août.

Hormathophylla pyrenaica (Lapeyr.) Cullen & Dudley, Feddes Repert. 71: 226.

1965 ≡ *Alyssum pyrenaicum* Lapeyr., Hist. Abr. Pyr.: 371. 1813 (basionyme)

≡ *Ptilotrichum pyrenaicum* (Lapeyr.) Boiss., Voy. Bot. Midi Esp. 2: 45. 1839 ≡

Lobularia pyrenaica (Lapeyr.) Steudel, Nomencl. Bot., ed. 2, 2: 64. 1840 ou

1841 ≡ *Koniga pyrenaica* (Lapeyr.) Heynh., Nomencl. Bot. 1: 439. 1841.

L'*H. pyrenaica* est un des plus remarquables endémiques pyrénéens autant par la beauté de ses fleurs, la grande dimension de ses feuilles que par son extrême

localisation. Une seule station est connue avec certitude, soit une falaise calcaire en exposition nord-est, en amont de la Foun de Comps (P.-O.) à quelque 1700 m d'altitude. Le groupement qui l'héberge offre entre autres espèces: *Kernera saxatilis*, *Potentilla caulescens*, *Saxifraga media*, *Rhamnus pumila*, *Lonicera pyrenaica*.

Notre matériel récolté dans la localité classique (NEU K01133) nous a permis de confirmer la numération que Jaretsky (1932) avait réalisée sur des plantes de provenance inconnue. En effet, sur des mitoses de méristèmes radiculaires et des mitoses polliniques, nous avons déterminé respectivement $2n = 32$ et $n = 16$ chromosomes. L'*H. pyrenaica* se trouve être tétraploïde avec un nombre de base égal à 8.

Description

Chaméphyte de 8 à 30 cm, vert argenté à pubescence étoilée, soyeuse; poils à rameaux dressés-flexueux. Rejets stériles courts, à croissance annuelle médiocre [0.5 x 2 cm]; feuilles disposées en rosette, grandes [3 à 5 x 1 à 1.6 cm], souples, obovales-oblongues, atténuées en un pétiole 2 fois plus court que le limbe, à pubescence plus prononcée sur la page inférieure. Hampes florales peu ou pas ramifiées, redressées, flexueuses, feuillées. Feuilles caulinaires oblongues [15 à 22 x 4 à 7 mm], 1.5 à 2.5 fois plus longues que les entre-nœuds. Fleurs blanches; pétales grands [6 à 8(-9.5) x 3 à 4.5 mm]; sépales dressés-étalés; nectaires subglobuleux; anthères rouge violacé. Silicules dressées rhomboïdales-elliptiques, plus hautes que larges [6 à 8 x 4 à 5 mm], faiblement turgides, groupées en grappe corymbiforme. Valves pubescentes à glabrescentes, à nervation réticulée très peu marquée; style long [3.5 à 5 mm], poilu inférieurement. Loges 4-ovulées, 2(4)-spermes; graines non mucilagineuses, orbiculaires-elliptiques [2 à 2.4 x 1.4 à 2 mm] à aile étroite [0.2 à 0.4 mm]. Floraison en juin.

Hormathophylla spinosa (L.) Küpfer, **comb. nova** $\equiv$ *Alyssum spinosum* L., Sp. Pl. 2: 650. 1753 (basionyme) $\equiv$ *Koniga spinosa* (L.) Spach, Hist. Vég. (Phan.) 6: 493. 1838 $\equiv$ *Ptilotrichum spinosum* (L.) Boiss., Voy. Bot. Midi Esp. 2: 46. 1839 $\equiv$ *Lobularia spinosa* (L.) Steudel, Nomencl. Bot., Ed. 2, 2: 64. 1840 ou 1841.

De toutes les espèces appartenant au genre *Hormathophylla*, l'*H. spinosa* offre la plus vaste répartition tant au point de vue géographique qu'écologique. Il croît en Afrique du Nord, où il occupe un territoire comprenant tous les Atlas, le Djurdjura et les Mts Babors, en Espagne méridionale et orientale et se retrouve dans le midi de la France, du département des P.-O. à celui du Var. Son extension altitudinale est considérable puisqu'il a été observé aux altitudes suivantes: en France de 50 à 700 m, 1400 et 2700 m, en Sierra Nevada de 1600 à 3400 m et dans les Atlas de 1800 à 3800 m. De son caractère eurhypse, il résulte que l'*H. spinosa* végète dans des groupements dont les compositions floristiques sont bien différentes, mais dans lesquelles l'élément oroméditerranéen est toujours largement représenté. Dans le sud de la France, Braun-Blanquet (1952) donne l'*H. spinosa* comme caractéristique de l'ordre des Asplenietalia glandulosi qui réunit les groupements rupicoles et calcicoles aux exigences thermiques assez accusées. Les associations auxquelles il participe avec le plus de constance sont l'association à *Dianthus brachyanthus* et *Lavatera maritima* des rochers languedociens et l'association chasmophytique à

Hieracium stelligerum et *H. (Alyssum) spinosa* des falaises cévenoles comprises entre 400 et 600 m. Bien différent dans son cortège floristique est le groupement colonisant la paroi de calcaire dolomitique orientée au sud, située à l'extrémité méridionale de la chaîne du Malaza (P.-O.). Cette station retrouvée récemment par Baudière (1970) abrite encore les *Saxifraga media*, *Helictotrichon montanum*, *Oxytropis halleri* subsp. *halleri*, *Thymelaea dioica*, autant d'espèces appartenant en propre au *Saxifragetum mediae*.

Dans les montagnes espagnoles, S. de Javalambre, chaînes bétiques, les conditions optimales sont réalisées entre 1600 et 2800 m, sur roche-mère calcaire et siliceuse. L'*H. spinosa* s'y localise de préférence dans les matorrals à xérophytes épineux entrant dans l'alliance du Xero-Acanthion s'inscrivant elle-même dans une unité supérieure, l'ordre des Erinacetalia. L'aspect caractéristique de ces groupements est donné par des chaméphytes fruticuleux et épineux tels les *Erinacea pungens*, *Vella spinosa*, *Bupleurum spinosum*, etc. En Afrique du Nord, les groupements auxquels l'*H. spinosa* participe, entrent dans le même ordre, mais les alliances où il montre le coefficient de présence le plus élevé sont les *Festucion algeriensis* et *Arenarion pungentis* (Quézel, 1957). Dans les montagnes numides, Quézel l'élève même au rang de caractéristique d'une association (*Ranunculeto-Alysssetum*) qui réunit entre autres les *Ranunculus millefoliatus*, *Juniperus sabina*, *Astragalus depressus*, etc., et qui végète sur des lapiatz ou des rochers calcaires.

Au point de vue écologique, Quézel (l.c.) classe les xérophytes épineux selon leurs exigences altitudinales, elles-mêmes liées aux facteurs thermique et hygrométrique. Il conclut à propos de l'*H. spinosa* qu'il relève strictement des facteurs thermiques. Sa répartition actuelle dans les Atlas dénote son indépendance relative à l'égard des fluctuations de l'humidité relative de l'air (10% à 45%, moyenne des mesures enregistrées à 13 h). Sa localisation de préférence au-dessus de 2000 m indique que les conditions thermiques optimales sont réalisées par des températures "moyennes quotidiennes des mois d'été inférieures à 20°". Si ces exigences semblent réunies dans la plus grande partie de son aire espagnole et dans la station du Malaza, dans le Languedoc en revanche l'*H. spinosa* est soumis à des températures moyennes journalières supérieures, de l'ordre de 22 à 23° parfois plus et qui se répètent pendant plusieurs mois, juillet, août, mais souvent en juin déjà et jusqu'en septembre. Ces données climatologiques émanant de stations du Narbonnais indiquent le climat général, mais le microclimat est sans doute beaucoup plus sévère au niveau des rochers calcaires. Le double jeu de la rétention calorifique et de la réverbération du soleil par les roches dolomitiques doit élever dans une large mesure les valeurs maximales et minimales de la température.

La vaste répartition de l'*H. spinosa* a incité plusieurs auteurs à effectuer son étude cytologique. Les données actuelles sont résumées dans le tableau ci-dessous:

Origine du matériel	n	Auteurs
Jardin botanique de Kew	16	Manton (1932)
Maroc, Atlas, Rhat	8	Quézel (1957)
E., Gr., Sierra Nevada	8	Quézel (1957)
F., Gard, Anduze, crête calcaire de St-Julien	16	Puech (1963)
F., Gard, Anduze, crête calcaire de St-Julien	16	Bonnet (1963)
E., Gr., Puerto de la Ragua, 2000 m (NEU K01135)	16	Küpfer (1972a)
E., Te., Sierra de Javalambre, 1950 m (NEU K01138)	16	Küpfer (1972a)
F., P.-O., Malazza, 2700 m (NEU K01137)	16	Küpfer (1972a)

A ces résultats déjà nombreux nous pouvons ajouter ceux obtenus par J. Contandriopoulos et cités par Serve (1972). L'auteur française, qui a étudié plusieurs populations névadéennes, a toujours trouvé $2n = 32$. Il ressort de la lecture de ce tableau que *H. spinosa* offre deux cytotypes. Dans la partie européenne de l'aire, les données cytologiques ($2n = 32$), se rapportant à tous les secteurs principaux de l'aire et obtenus sur des populations croissant à des altitudes très variées, peuvent selon nous être extrapolées à l'ensemble des populations françaises et espagnoles. Une réserve est faite au sujet de la Sierra Nevada où Quézel (l.c.) cite la race diploïde, mais aucune confirmation de ce nombre n'a été apportée ni par J. Contandriopoulos qui a pris soin de fixer des individus dans des milieux très différents, ni par nos propres recherches. L'existence d'un diploïde névadéen nous apparaît donc comme très hypothétique, mais si elle devait être confirmée, ce diploïde n'occuperait qu'un territoire restreint.

En Afrique du Nord, nous ne disposons actuellement que de la seule mention de Quézel rapportant $n = 8$ pour une population du Haut Atlas. Là encore une confirmation et l'étude d'autres populations seront les bienvenues. Au cas où la valence diploïde devrait être retrouvée, *H. spinosa* serait le seul taxon du genre *Hormathophylla* à avoir gardé, dans une partie de son aire, le nombre diploïde primitif.

Description

Chaméphyte de 10 à 25 cm, très rameux dès la base, à rameaux intriqués, spinescents formant des buissons hémisphériques de 20 à 50 cm de diamètre ou plus. Axes fertiles des années précédentes indurés et persistants, ceux de l'année portant dès leur apparition des rameaux secondaires 1 à 3 fois ramifiés, divariqués, stériles transformés en épine. Parties herbacées gris argenté à trichome étoilé, apprimé. Rejets stériles jamais épineux, à croissance annuelle médiocre (1 à 3 cm), dressés, dénudés à la base, à feuilles toutes rapprochées au sommet. Feuilles oblongues-étroites, graduellement rétrécies jusqu'à la base [8 à 18(-24) × 1.5 à 4(-7) mm]. Hampes florales rigides, sinueuses, ramifiées, dressées, à feuilles caulinaires linéaires-oblongues, axillant toutes des axes secondaires. Grappes corymbiformes pauciflores (5 à 15-flores). Fleurs blanches ou roses; pétales petits [3 à 4 × 1.3 à 2 mm]; sépales étalés-dressés; nectaires coniques, étalés; anthères jaunes. Silicules étalées, cochléaires, elliptiques, petites [3.5 à 6 × 2.5 à 3.5 mm] en grappe lâche, courte [1 à 2 cm]. Pédicelle fructifère égalant environ la silicule. Valves glabres, finement nervées-réticulées, la supérieure plane ou déprimée, l'inférieure convexe. Style de 1 à 1.5 mm de long, dressé. Loge supérieure 2-ovulée, 0 à 1(-2)-sperme; loge inférieure 2-ovulée, 1(-2)-sperme. Graines non mucilagineuses, elliptiques [2.1 × 1.7 mm], marginées ou à aile très étroite [0.01 à 0.04 mm]. Floraison de mai à fin juillet suivant l'altitude et l'exposition.

Hormathophylla macrocarpa (DC.) Küpfer, **comb. nova** $\equiv$ *Alyssum macrocarpum* DC., Reg. Veg. Syst. Nat. 2: 321. 1821 (basionyme) $\equiv$ *Ptilotrichum macrocarpum* (DC.) Boiss., Voy. Bot. Midi Esp.: 2: 45. 1839 $\equiv$ *Koniga macrocarpa* (DC.) Heyhn., Nomencl. Bot. 1: 439. 1841 $\equiv$ *Alyssoides macrocarpum* (DC.) Cullen & Dudley, Feddes Repert. 71: 225. 1965.

Endémique du sud de la France, l'*H. macrocarpa* est cantonné entre le Rhône et la Têt sur des rochers calcaires, à des altitudes relativement basses, comprises entre 100 et 800 m d'après Fournier (1961). Chasmophyte, il croît de préférence à l'ombrée ou dans des stations à microclimat frais participant à des groupements s'inscrivant dans le cadre assez large du *Potentillon caulescentis*.

Nos propres récoltes concernent deux stations situées l'une dans le défilé de St-Georges [F., Aude, partie inférieure des gorges de l'Aude, 430 m (NEU *K01128*)], l'autre dans une petite gorge creusée par un affluent de l'Agly en aval de Salvezines [F., Aude, 450 m (73-293)]. Dans cette dernière station, l'*H. macrocarpa* côtoyait les *Saxifraga corbariensis* subsp. *corbariensis*, *Aethionema saxatile*, *Daphne alpina*, *Silene saxifraga*, etc.

L'étude cytologique de l'*H. macrocarpa* a montré qu'il était tétraploïde sur la base de $x = 8$. Le déroulement de la méiose n'offre aucune irrégularité et la prophase hétérotypique conduit invariablement à l'individualisation de 16 bivalents (fig. 41d). Aucun appariement de plus de 2 chromosomes n'a été observé lors des différentes phases de la division I.

Dans leur travail sur la tribu des *Alysseae*, Dudley & Cullen (1965) transfèrent l'*H. macrocarpa* dans le genre *Alyssoides* Miller. Ces auteurs ont sans doute été frappés par l'analogie existant entre les fruits turgides, presque turbinés, de l'endémique française et de ceux des *Alyssoides*. En réalité, la forme des silicules, qui ne nous paraît pas avoir une grande signification taxonomique, constitue le seul trait commun reliant l'*H. macrocarpa* aux *Alyssoides*. Plusieurs différences concernant autant l'appareil végétatif que floral, nous paraissent lourdes de signification. Nous en donnons ci-dessous les plus importantes.

- Dans le genre *Alyssoides*, la souche rameuse porte les débris des anciennes feuilles. Le trichome offre dans plusieurs taxons, à côté de poils étoilés, des poils en navette, ramifiés, avec un grand axe orienté parallèlement à l'axe longitudinal des feuilles (rappelant à certains égards ceux du genre *Ptilotrichum* s.str.). De plus, les feuilles des rosettes stériles sont fréquemment ciliées à la base. Chez l'*H. macrocarpa* en revanche, les feuilles sont caduques et se détachent au niveau du rameau. D'autre part, la pubescence est homogène, les poils sont tous étoilés et n'offrent aucune polarité.
- En ce qui concerne les caractères floraux et fructifères, l'*H. macrocarpa* diffère des *Alyssoides* par la couleur blanc-pur de ses fleurs et non pas jaunes, par les filets staminaux à section circulaire (fig. 42f), non aplatis ailés, et par le style induré et persistant sur le cadre du replum, même après la déhiscence des silicules. Chez les *Alyssoides*, au contraire, le style se dessèche presque jusqu'à la base après l'anthèse.

A notre point de vue les espèces les plus proches de l'*H. macrocarpa* sont d'une part l'*H. halimifolia* dont il a le port et les sépales étalés et d'autre part l'*H. spinosa* avec lequel il partage le caractère spinescent. Cependant la spinescence des deux espèces diffère profondément par le fait que chez l'*H. macrocarpa* les épines proviennent exclusivement de l'induration et de la persistance de l'axe des infrutescences, dépouillé de ses feuilles et de ses silicules tombées avec leur pédicelle, alors que chez l'*H. spinosa* les axes fertiles de l'année portent dès leur formation des épines raméales.

Description

Chaméphyte de 10 à 20 cm, très rameux dès la base, gris argenté, à trichome étoilé, apprimé. Axes fertiles persistants, s'indurant et formant des épines simples; jamais d'épines raméales sur les inflorescences de l'année. Rejets stériles à croissance annuelle médiocre [1 à 3 cm], dressés, dénudés à la base, à feuilles toutes rapprochées au sommet. Feuilles oblongues, graduellement rétrécies jusqu'à la base [1.5 à 2.5(-3) × 0.3 à 0.5 cm]. Hampes florales peu ou pas ramifiées, dressées, rigides; feuilles caulinaires moyennes 1.5 à 2.5 fois plus longues que les entre-nœuds, linéaires-oblongues [5 à 10 × 1.5 à 2.5 mm]. Fleurs blanches; pétales grands [4.5 à 6.5 × 2.5 à 4 mm], à limbe brusquement contracté en onglet; sépales étalés; nectaires globuleux; anthères jaunes. Silicules dressées-étalées, turgides, parfois presque sphériques à turbinées, obtuses ou tronquées au sommet [5 à 8(-9) × 4 à 5(-6) mm], en grappe corymbiforme lâche; pédicelle fructifère 1 à 1.4 fois plus long que la silicule. Valves glabres plus rarement glabrescentes [les jeunes ovaires portent quelques poils étoilés caducs (fig. 43f)], finement réticulées-nervées. Style relativement long (2.5 à 3.5 mm). Loges 4 à 6-ovulées, 1 à 2(-4)-spermes. Graines non mucilagineuses, elliptiques-orbiculaires de 2.5 à 3.2 mm de diamètre, à ailes larges (0.4 à 0.7 mm). Floraison de mai à juin.

Hormathophylla halimifolia (Boiss.) Küpfer, **comb. nova** $\equiv$ *Ptilotrichum halimifolium* Boiss., Voy. Bot. Midi Esp. 2: 45. 1839 (basionyme) $\equiv$ *Lobularia halimifolia* (Boiss.) Steudel, Nomencl. Bot., ed. 2, 2: 64. 1840 ou 1841 $\equiv$ *Aurinia halimifolia* (Boiss.) Cullen & Dudley in Dudley, J. Arnold Arbor. 45: 392. 1964.

F., A.-M., Gorges du Cians, aval de Beuil, env. 1000 m (NEU K01118), $n = 16$.

F., A.-M., Gorges de la Roya, entre Tende et Viève, 900 m (NEU K01116), $n = 16$.

F., A.-M., Confluent du Var et de la Tinée, 200 m (NEU K01117), $2n = 32$.

F., A.-M., région de Fontan (leg. J. Mottaz, 70-728), $n = 16$.

I., Imperia, entre Triora et Creppo, env. 800 m (leg. E. Senaud, NEU K01120), $n = 16$.

F., A.-M., Gorges de la Tinée, 700 m (S.N.E.S., Versailles, NEU K01119), $2n = 32$.

Endémique des Alpes maritimes et ligures, l'*H. halimifolia* est confiné entre la partie orientale du département du Var et les montagnes dominant au nord-est Ormea. Rupicole exclusif, il est un hôte des gorges fraîches, des falaises calcaires ombragées et croît plus rarement dans des expositions ensoleillées. Par leur physionomie floristique, les trois groupements où nous l'avons récolté s'apparentaient à différentes associations décrites par Rioux & Quézel (1949) et Quézel (1950) et se rapportant toutes à l'alliance du Saxifragion lingulatae. Dans les gorges du Cians, l'*H. halimifolia* végétait dans un groupement affine du Potentilletum saxifragae qui bénéficiait de la fraîcheur dispensée par le torrent. Il comprenait entre autres: *Moehringia* af. *muscosa*, *Rhynchosinapis cheiranthos*, *Potentilla caulescens*. Dans les Gorges de la Roya, l'*H. halimifolia* participait à l'association à *Saxifraga lingulata* qui réunissait les *Campanula macrorrhiza*, *Iberis sempervirens*, *Hypericum coris*, etc. La troisième station que nous avons étudiée, au confluent du Var et de la Tinée, contrastait avec les précédentes par son fort contingent d'espèces méditerranéennes. L'*H. halimifolia* y croissait dans une association appauvrie à

Ballota frutescens, en compagnie des *Senecio cineraria*, *Centranthus ruber* et *Helichrysum stoechas*.

Dans toutes les stations que nous avons étudiées, l'*H. halimifolia* est caractérisé par le nombre gamétique $n = 16$ correspondant à la valence tétraploïde. A la métaphase I, les chromosomes se répartissent en 16 bivalents (fig. 41c, témoin 70-728), sans jamais offrir d'appariements multiples. Le nombre $2n = 32$ a été vérifié sur des mitoses de pièces florales où l'on observe une paire de chromosomes satelliti-fères (fig. 41j, témoin NEU K01117).

Au point de vue de la nomenclature, Dudley (1964c: 392) a démontré fort à propos que le basionyme de l'endémique alpien n'est pas l'*Alyssum halimifolium* Willd. qui est un nom illégitime puisqu'il existe un homonyme antérieur, ayant Linné pour auteur, et se rapportant au *Lobularia maritima*. Le binôme proposé par Boissier (l.c.) doit donc être traité comme un nouveau nom.

En revanche, nous ne pouvons pas suivre Cullen & Dudley (in Dudley, l.c.) lorsqu'ils subordonnent cette espèce au genre *Aurinia*. Ce transfert est d'autant plus surprenant que les critères principaux que Dudley retient pour caractériser le genre *Aurinia* ne coïncident pas avec le phénotype de l'*H. halimifolia*. En particulier, les pétioles des feuilles ne sont ni renflés à la base, ni persistants, les rameaux âgés étant complètement dénudés.

Description

Chaméphyte de 10 à 20 cm, très rameux dès la base, gris argenté à trichome étoilé, apprimé. Rejets stériles à croissance annuelle médiocre [1 à 5 cm], dressés, dénudés à la base et à feuilles toutes rapprochées au sommet. Feuilles oblongues [15 à 25(-40) × 3 à 5(-7) mm], insensiblement atténuées en un pétiole court. Hampes florales peu ou pas ramifiées, dressées; feuilles caulinaires oblongues-linéaires [10 à 25 × 2 à 3 mm], 1 à 2 fois plus longues que les entre-nœuds. Fleurs blanches; pétales de 3 à 5 mm de long sur 2 mm de large; sépales étalés; nectaires globuleux; anthères jaunes. Silicules nombreuses, dressées, orbiculaires [4 à 5.5 × 4 à 5.5 mm], comprimées, obtuses à tronquées au sommet, groupées en grappe corymbiforme; pédicelles fructifères 1 à 1.6 fois plus long que la silicule. Valves glabres à nervation réticulée très peu apparente. Style de 2 à 2.5 mm de long. Loges 2-ovulées, 1 à 2-spermes. Graines non mucilagineuses, orbiculaires, de 3 mm environ de diamètre, à ailes larges (0.4 à 0.7 mm). Floraison de mai à juin.

Hormathophylla lapeyrousiana (Jordan) Küpfer, **comb. nova** $\equiv$ *Alyssum lapeyrousianum* Jordan, Obs. Pl. Crit. 1: 5. 1846 (basionyme) $\equiv$ *Ptilotrichum lapeyrousianum* (Jordan) Jordan in Jordan & Fourr., Icon. Fl. Eur. 2: 47. 1903. = *Alyssum perusianum* Gay ex Gren. & Godron, Fl. Fr. 1: 118. 1847, nom. illeg. $\equiv$ *Koniga perusiana* (Gay ex Gren. & Godron) Nyman, Syll.: 200. 1854-1855 $\equiv$ *Ptilotrichum peyrousianum* Gay ex Willk. in Willk. & Lange, Prodr. Fl. Hisp. 3: 835. 1880, nom. illeg.

Sous le pavillon de l'*H. lapeyrousiana* sont réunies deux sippes affines, mais distinctes par leur habitus et leur distribution. La variété type semble être cantonnée dans la Catalogne française et espagnole. Dans sa localité classique en aval de Ville-

franche-de-Conflent sur les pentes abruptes descendant du plateau d'Ambouilla (NEU K01121, K01122, K01123), l'*H. lapeyrousiana* croît dans une ambiance méditerranéenne trahie par la présence des *Phillyrea media* et *Euphorbia characias*. Parmi les autres espèces colonisant la station, nous avons remarqué les *Campanula speciosa*, *Aphyllanthes monspeliensis*, *Prunus mahaleb*, etc.

Le var. *angustifolia* (Willk.) Küpfer¹ endémique espagnol, occupe une aire plus méridionale, des provinces de Tarragone et de Castellón à celle de Logroño (fig. 44). Rivas Goday & Borja Carbonell (1961) l'indiquent dans les lieux incultes et pierreux (Thero-Brachypodietalia) de la zone inférieure.

Le nombre chromosomique que nous avons déterminé à deux reprises sur plusieurs individus de la variété type de Villefranche-de-Conflent (500 m, P.-O.) est rapporté ici pour la première fois. Nous avons compté avec précision $n = 15$ sur des métaphases et anaphases de la division hétérotypique, numération d'autant plus facile que la méiose est d'une régularité parfaite. A l'anaphase I (fig. 41i, témoin NEU K01121) nous avons remarqué dans les deux groupes de chromosomes un élément plus grand que les autres.

Description

Chaméphyte de 15 à 30(-40) cm, à souche tortueuse gris argenté, à trichome étoilé, apprimé. Rejets stériles à croissance annuelle médiocre, étalés-dressés, s'allongeant après l'anthèse [1.5 à 4(-5) cm], dénudés à la base, à feuilles rapprochées au sommet. Feuilles oblongues [15 à 25(-45) × 2 à 4(-7) mm], insensiblement atténuées en un pétiole court. Hampes florales peu ou pas ramifiées, dressées; feuilles caulinaires linéaires-oblongues [10 à 15 × 1 à 2 mm], caduques sur l'infrutescence, 1 à 1.5 fois plus longues que les entre-nœuds. Inflorescence dense s'allongeant après l'anthèse. Fleurs blanches; pétales de 4.5 à 5 mm sur 2 à 2.5(-3) mm; sépales dressés, les internes à peine sacciformes; nectaires globuleux; anthères jaunes. Silicules étalées, cochléaires elliptiques, en grappe lâche de 5 à 10 cm (en culture parfois plus). Valves nervées-réticulées, glabres, la supérieure concave, l'inférieure convexe. Style court (0.7 à 1.2 mm), dressé. Loge supérieure 2-ovulée, 0(-1)-sperme, loge inférieure 2-ovulée, (1-)2-sperme. Graines mucilagineuses, elliptiques [2.2 à 2.6 × 1.7 à 2 mm], marginées ou à aile étroite [0.1 à 0.2 mm]. Floraison de mai à juin.

Le var. *angustifolia* diffère du type par son port moins élevé [5 à 10 cm], sa pubescence plus marquée conférant à la plante un aspect blanc argenté, ses rejets stériles courts (1 à 2 cm de croissance annuelle) à feuilles petites [5 à 12(-20) × 1 à 3.5 mm], disposées en rosette; ses rameaux rigides portant des cicatrices foliaires nombreuses, serrées, trahissant une croissance lente en rapport selon toute probabilité avec des conditions écologiques sévères, ses hampes florales toujours simples, ses infrutescences plus courtes [2.5 à 4 cm].

¹ *H. lapeyrousiana* (Jordan) Küpfer var. *angustifolia* (Willk.) Küpfer, comb. nova ≡ *Ptilotrichum peyrousianum* (Gay) Willk. var. *angustifolium* Willk. in Willk. & Lange, Prodr. Fl. Hisp. 3: 835. 1880 (basionyme) = *Alyssum tortuosum* Willk., Bot. Zeitung (Berlin) 5: 234. 1847, non Willd.

Hormathophylla cochleata (Cosson & Durieu) Küpfer, **comb. nova** $\equiv$ *Alyssum cochleatum* Cosson & Durieu, Bull. Soc. Bot. France 4: 11. 1857 (basionyme).

Au cours d'une excursion dans les chaînes bétiques, en juin 1970, nous avons eu la bonne fortune de récolter entre la Sierra del Pozo et la Sierra de Segura, à proximité de la source de l'Arroyo de Valdecabozes (province de Jaén, altitude 1500 m), des échantillons en fruit d'une *Alysseae* qui nous a paru d'emblée bien différente de tous les *Alyssum* observés jusqu'ici en Espagne. Ses caractères les plus remarquables tenaient dans le port fruticuleux, dans l'aspect des rejets stériles, courts et dressés, et dans la forme cochléaire des silicules. Cette *Alysseae* dont nous n'avons recensé que trois individus, croissait sur des dalles calcaires presque horizontales, recouvertes de cailloutis dans un groupement très ouvert qui n'occupait guère plus de 10 à 20% de la surface du sol. Nous avons noté comme espèces compagnes: *Tanacetum spathulifolium*, *Alyssum montanum*, *Convolvulus nitidus*, *Lepidium hirtum*, *Pinus nigra* subsp. *salzmannii*; ce dernier taxon à l'état de germinations.

La rareté de cette *Alysseae* nous avait incité à ne prélever que les quelques graines encore attachées au replum, la plupart des silicules étant déjà ouvertes. Mises en culture à Neuchâtel, elles devaient nous donner trois plantes qui fleurirent pour la première fois au début d'avril 1972 (NEU K01113). Leur identification fut laborieuse. Les caractères végétatifs et la couleur très pâle des fleurs nous avaient engagé à orienter nos recherches du côté des espèces à fleurs blanches, en particulier parmi les *Hormathophylla*. En fin de compte, c'est d'une manière fortuite que nous avons réussi à déterminer ce taxon. En effet, c'est en feuilletant les pages réservées aux *Alyssum* dans la remarquable flore de l'Afrique du Nord de Maire (1967) que notre attention fut attirée par l'épithète *cochleatum*, qualificatif se rapportant à la forme en cuillère des silicules d'une espèce atlasique. La description que donnait Maire de l'*Alyssum cochleatum* correspondait, à quelques détails près, au phénotype des plantes que nous avions en culture. La confrontation de nos témoins avec des exsiccata d'origine algérienne conservés à Genève (G) devait confirmer notre identification.

La population espagnole diffère de la diagnose publiée par Maire par deux détails. La couleur des fleurs, qu'il est difficile d'apprécier sur des plantes sèches, est, selon Maire, jaune d'or alors que nos échantillons sont plutôt crème ou jaunâtre très pâle. Quant aux caractères séminaux, l'auteur français indique "graines non mucilagineuses" alors que les semences de la sippe espagnole le sont nettement. Afin de vérifier le bien-fondé de l'observation de Maire, nous avons essayé d'hydrater quelques graines prélevées sur des exsiccata conservés depuis 150 ans environ. Elles ont gonflé en quelques heures, mais n'ont pas exsudé de mucilage. Ce caractère, s'il existe dans les populations nord-africaines, comme nous le pensons, est sans doute fugace et a peut-être à cause de cela échappé à Maire. De toute manière, dans l'état actuel de nos connaissances, les différences morphologiques entre les populations bétique et nord-africaines nous paraissent très ténues et nous considérons ces plantes comme conspécifiques. Il convient toutefois de réserver l'avenir. D'après Maire, l'*A. cochleatum*, endémique des montagnes de l'Afrique du Nord, croît dans les "forêts claires, pâturages rocailleux, steppes d'alpha, rocailles des Hauts-Plateaux et des montagnes semi-arides, jusque vers 3100 m".

La position systématique de l'*A. cochleatum* et ses éventuelles affinités avec d'autres taxons restent très obscures. A ce sujet, son étude cytologique devait nous

apporter un renseignement très précieux. Les différentes phases de la méiose de l'*A. cochleatum*, d'une régularité parfaite, ont montré invariablement $n = 11$. Ce nombre de base exceptionnel chez les *Alysseae* n'a été trouvé jusqu'ici que dans deux espèces appartenant au genre *Lobularia*, *L. intermedia* Webb (Larsen, 1960b; Borgen 1970), et *L. libyca* (Viv.) Webb & Berth. (Borgen, 1970; Delay & Petit, 1971), une troisième espèce, *L. maritima* Desv., possédant $n = 12$ (plusieurs auteurs, in Bolkhovskikh & al., 1969) mais aussi $n = 11$ d'après Borgen (1969).

Cependant, il ne semble pas opportun de chercher à rapprocher l'*A. cochleatum* du genre *Lobularia* sur la seule foi d'une identité de nombres chromosomiques. Plusieurs caractères importants s'opposent à cette manière de voir; en particulier le trichome des *Lobularia* est formé de poils en navette, et non pas étoilés, tandis que les nectaires sont au nombre de 8, 4 médians en plus des 4 latéraux, contre 4 latéraux seulement chez l'*A. cochleatum*.

Le nombre $n = 11$ est d'autant plus remarquable que le genre *Alyssum* offre une très grande homogénéité cytologique, le nombre de base étant toujours $x = 8$, tout au moins pour les espèces ayant déjà fait l'objet de comptages chromosomiques. En outre dans la tribu des *Alysseae*, à part le genre *Lobularia* seul le genre *Ptilotrichum* (au sens où nous l'entendons) et 5 *Hormathophylla* ont un nombre de base différant de $x = 8$.

Au point de vue morphologique, la plante qui présente le plus de similitudes avec l'*A. cochleatum* est l'*Hormathophylla lapeyrousiana*, surtout dans son var. *angustifolia* (Willk.) Küpfer, endémique espagnol. Les caractères communs les plus frappants portent sur la morphologie de l'androcée, de l'infrutescence et des graines. Les filets des étamines, identiques à ceux du genre *Hormathophylla*, sont tous dépourvus d'appendice et de dent. En ce qui concerne l'infrutescence, les homologues ressortent autant de la disposition étalée des silicules, que de leur glabréité et de leur forme cochléaire. Enfin les graines sont dans les deux cas marginées ou à aile étroite et mucilagineuses. Les divergences morphologiques regardent essentiellement la couleur des fleurs, jaune d'or à crème chez l'*A. cochleatum* et blanc pur pour l'*H. lapeyrousiana*. D'autre part, si l'on prend soin de comparer des individus de même taille, les feuilles des rosettes stériles sont plus larges et plus courtes, presque spatulées dans l'espèce bético-nord-africaine. Ce dernier critère est particulièrement apparent dans les individus espagnols que nous avons en culture.

Si l'on fait abstraction de leurs caractères différentiels peu nombreux, force est de reconnaître qu'un lien de parenté existe entre les deux espèces, même s'il est très ancien comme le laisse supposer la différence de nombre chromosomique ($n = 11$ et $n = 15$). Ce lien nous paraît en tout cas suffisamment prononcé pour justifier le transfert de l'*A. cochleatum* dans le genre *Hormathophylla* tel que nous le proposons en tête du chapitre. Il convient aussi de rappeler que le nombre $n = 15$ n'a été déterminé que sur la variété type, catalane de l'*H. lapeyrousiana*. Il sera sans doute très instructif de procéder à l'étude cytologique du var. *angustifolia* et des populations atlasiques de l'*H. cochleata*.

Signalons encore que Dudley (1964b) place côte à côte l'*A. cochleatum* et l'*A. lapeyrousianum* dans la section *Tetradenia* (Spach) Dudley du genre *Alyssum* dont la troisième espèce, choisie comme type de la section, est l'*A. spinosum*. Mais si ce dernier taxon offre des silicules cochléaires, ses graines ne sont pas mucilagineuses. Le caractère mucilagineux des semences des *A. cochleatum* et *A. lapeyrousianum* est d'ailleurs en contradiction avec la diagnose de la section *Tetradenia* telle qu'elle est donnée par Dudley.

Une deuxième espèce, rapportée par Maire à la section *Psilonema* (Meyer) Hooker, présente quelques affinités avec l'*H. cochleata*. Il s'agit de l'*A. antiatlanticum* Emberger & Maire, taxon inféodé au substrat siliceux dans les Atlas austro-occidentaux (Anti- et Grand-Atlas). L'*A. antiatlanticum* que nous ne connaissons que par la description qu'en donne Maire se rapproche de l'*H. cochleata* par ses silicules "± cochléaires à loge ventrale stérile", par ses étamines "toutes à filets non appendiculés" et par ses graines "non ou à peine mucilagineuses" (c'est nous qui soulignons). Il s'en distingue entre autre par ses silicules "vêtues de poils étoilés", le fruit de l'*H. cochleata* étant parfaitement glabre. Maire indique encore à son sujet: "Cette plante (*A. antiatlanticum*) est très isolée dans le genre. Nous la classons provisoirement dans la section *Psilonema* à cause de ses nectaires cylindriques allongés, mais elle n'a pas d'affinités étroites avec les espèces annuelles de cette section; elle en aurait plutôt avec l'*A. cochleatum* Cosson & Durieu. Elle se rapproche aussi, par le port, de quelques espèces de la section *Ptilotrichum*, dont elle diffère nettement par ses fleurs jaune verdâtre, minuscule". L'allusion de Maire à l'*A. cochleatum* et à la section *Ptilotrichum* (il pense selon toute évidence aux *Hormathophylla* français et espagnols) renforce notre hypothèse d'une parenté probable de l'*A. antiatlanticum* (dont il conviendra d'étudier le caryotype le plus tôt possible) avec l'*H. cochleata* et soutient notre position relative à la subordination de l'espèce de Cosson & Durieu au genre *Hormathophylla*. La remarque de Pau (1931: 156) au sujet de l'"*Alyssum atlanticum* Emberger & Maire" (il entend selon toute vraisemblance l'*A. antiatlanticum*) "no se puede separar del *A. Peyrouisianum* var. *angustifolium* Willk." parle dans le même sens.

Description

Dans la diagnose qui suit, les caractères placés entre crochets [] ont été repris dans la flore d'Afrique du Nord de Maire (1967, vol. 13: 218-220) et ne coïncident pas avec nos propres observations concernant le matériel espagnol.

Chaméphyte de 5 à 15 cm [35 cm], fruticuleux, à souche ligneuse robuste, ramifié dès la base, à parties herbacées gris argenté pourvues d'un trichome apprimé-étoile. Rameaux étalés-dressés, émettant des rejets stériles courts, dressés et à feuilles disposées en rosette avant l'anthèse, s'allongeant un peu après la floraison (2 à 4 cm de croissance annuelle), les feuilles sont alors plus espacées et axillent de nouvelles rosettes stériles. Feuilles des rameaux stériles spatulées-oblongues, rigides, à limbe atténué à la base (4-12(-16) × 1.5-4(-6) mm), canaliculées ou pliées longitudinalement. Hampes florales nombreuses, simples, dressées, rigides, à feuilles caulinaires linéaires-oblongues (5-9 × 1.5-2.5 mm), 1.5 à 3 fois plus longues que les entre-nœuds. Fleurs disposées en grappe corymbiforme, s'allongeant après l'anthèse. Fleurs de couleur crème [jaune d'or], petites. Sépales vert jaunâtre, dressés-étalés. Pétales (5 × 2 à 2.5 mm) spatulés, arrondis au sommet ou tronqués, à onglet égalant ou un peu plus court que le limbe. Étamines à filets tous inappendiculés et non dentés, anthères jaunes. Nectaires latéraux 4, petits, globuleux-aplatés. Silicules étalées, cochléaires, orbiculaires, à peine plus longues que larges (4.5 à 6.5 × 4 à 5.5 mm) à pédicelle 1 à 2 fois plus long que les silicules, en grappe lâche; valves glabres finement nervées-réticulées, la supérieure plane ou déprimée, l'inférieure très convexe. Style court (0.8-1.5 mm) [1.7-1.8 mm], persistant, dressé, presque perpendiculaire au replum. Loge supérieure 2-ovulée, 0-1(-2)-sperme. Loge

inférieure 2(-4)-ovulée, (1-)2(-3-4)-sperme. Graines elliptiques, à aile très étroite, mucilagineuse [non mucilagineuses]. Floraison précoce: mars-avril.

Les deux espèces dont nous donnons ci-dessous la description et dont nous discutons la position systématique sont considérées depuis Boissier (1839-1845) comme faisant partie du genre *Ptilotrichum*. A notre avis, les affinités des *Aurinia* (*Ptilotrichum*) *rupestris* et *Alyssum* (Pt.) *purpureum* restent obscures, particulièrement en ce qui concerne le premier taxon. Les observations que nous apportons ici sont encore insuffisantes, mais elles ouvrent la voie à d'autres recherches qui devront aboutir pour chacun d'eux soit à la confirmation du binôme ci-dessus, soit à l'établissement d'un nouveau statut taxonomique.

Aurinia rupestris (Ten.) Cullen & Dudley in Dudley, J. Arnold Arbor. 45/3: 399. 1964 $\equiv$ *Alyssum rupestre* Ten., Fl. Nap. Prodr. I: 37. 1811-1815 et Fl. Nap. II: 72, tab. 60. 1820 (basonyme) $\equiv$ *Ptilotrichum rupestre* (Ten.) Boiss., Voy. Bot. Midi Esp. 2: 45. 1839 $\equiv$ *Lobularia rupestris* (Ten.) Steudel, Nomencl. Bot., ed. 2, 2: 64. 1840 ou 1841 $\equiv$ *Koniga rupestris* (Ten.) Heynh., Nomencl. Bot. 1: 439. 1841.
= *Ptilotrichum cyclocarpum* Boiss., Ann. Sci. Nat. Bot. 17: 159. 1842.

L'*A. rupestris* se distingue des espèces appartenant aux *Hormathophylla* par plusieurs caractères.

Au point de vue chorologique d'abord, il occupe une aire discontinue plus étendue et plus orientale qui comprend les principaux sommets des Abruzzes et quelques stations disséminées dans les Balkans et les montagnes d'Asie Mineure. En revanche, le genre *Hormathophylla* tel que nous l'avons défini est endémique d'un territoire couvrant l'Europe austro-occidentale et l'Afrique du Nord. Ses stations les plus orientales, se rapportant à l'*H. halimifolia*, sont ligures.

Sous l'angle de la caryologie, nous avons montré dans un travail précédent (Küpfer, 1972a) que les plantes du centre de l'Italie [I., L'Aquila, Morrone, 1840 m (NEU K01115)] appartenant au subsp. *rupestris* sont à $n = 8$, nombre correspondant à un statut diploïde. Cette valence est exceptionnelle chez les *Hormathophylla* puisqu'elle n'a été trouvée jusqu'ici que par Quézel (l.c.) pour deux populations de l'*H. spinosa*, résultats qui devront être encore confirmés, l'un au moins étant déjà remis en question (celui relatif aux populations névadéennes).

Enfin, l'*A. rupestris* diffère des *Hormathophylla* par plusieurs traits morphologiques dont le plus important tient au port. En effet, l'*A. rupestris* est un chaméphyte cespiteux, à souche divisée en quelques axes épais, densément revêtus de restes foliaires (bases élargies des pétioles), terminés par une rosette de feuilles lui conférant un port en coussinet dense. Il diffère encore par ses feuilles moins épaisses, à nervures latérales saillantes en-dessous comme la nervure médiane, par ses hampes florales toujours simples et enfin par les filets de ses étamines élargis à la base tendant à recouvrir les nectaires, eux-mêmes très petits.

Les différences énumérées ci-dessus justifient selon nous pour l'espèce de Tenore une position taxonomique indépendante des *Hormathophylla*. Cela nous a conduit à adopter le point de vue de Cullen & Dudley (in Dudley, 1964c) traduit par le binôme *Aurinia rupestris*. Cependant cette manière de voir, si elle consacre bien la séparation de l'*A. rupestris* des genres *Ptilotrichum* et *Hormathophylla*, ne nous

paraît pas entièrement convaincante tant les différences entre l'*A. rupestris* et le type du genre *Aurinia* [*A. saxatilis* (L.) Desv.] sont prononcées. Elles portent sur le contour des feuilles, entières chez le premier, sinuées-dentées chez le second, sur les pétales blancs, indivis et non pas jaunes¹ et échancrés-bifides, les hampes florales simples et non pas très ramifiées. Enfin l'androcée ne présente pas de dent obtuse à la base des filets qui sont simplement élargis (fig. 42l, m). Signalons encore que Dudley indique dans la diagnose du genre *Aurinia* "embryo-notorrhizal". Or, les graines des *A. rupestris*, *A. saxatilis*, *A. corymbosa* que nous avons eues entre les mains sont manifestement pleurorrhizées comme dans tous les genres voisins *Alyssum*, *Alyssoides*, *Hormathophylla*, etc.

Les résultats cytologiques s'accordent en revanche avec l'opinion de Cullen & Dudley puisque les comptages réalisés par Bonnet (1963) sur l'*A. saxatilis* et par Contandriopoulos (1969) sur 5 taxons balkaniques très affines de cette espèce rapportent tous $n = 8$, nombre identique à celui de l'*A. rupestris*. Cet argument n'est cependant pas suffisant pour justifier à lui seul l'inclusion de l'*A. rupestris* dans le genre *Aurinia*, plusieurs genres (*Alyssum*, *Berteroa*, *Fibigia*, *Bornmuellera*, etc.) offrant le même nombre.

Les affinités de l'*A. rupestris* sont peut-être à rechercher du côté d'espèces asiatiques, en particulier du *Berteroa spathulata* (Stephan ex Willd.) C. A. Meyer dont il a le port, la souche couverte de vestiges foliaires et l'androcée à filets élargis. Nyárády (ex Dudley & Cullen, 1965) s'appuyant sur le fait que le *B. spathulata* a des pétales bifides rapporte les échantillons de Willdenow au genre *Alyssum* section *Aurinia*. Cela joint au fait que Cullen & Dudley rapportent de leur côté l'espèce de Tenore au même genre *Aurinia* semblent étayer l'hypothèse d'une parenté entre les deux taxons. Notons cependant que Dudley & Cullen (l.c.) défendent une autre position au sujet de l'espèce de Stephan qu'ils subordonnent au genre *Hormathophylla*. Pour appuyer leur hypothèse, ils font remarquer les ressemblances étroites entre le *Berteroa spathulata* d'une part et les *H. pyrenaica* et *H. longicaulis* d'autre part et démontrent aussi qu'une telle disposition d'aire (Espagne — Centre de l'Asie) n'est pas exceptionnelle dans la tribu des *Alysseae* puisque l'*Alyssum purpureum* de Sierra Nevada est étroitement apparenté aux *Ptilotrichum* asiatiques. Nous verrons ci-dessous que ce dernier argument ne résiste pas à la comparaison attentive des espèces asiatiques et névadéenne. Sous l'angle de la morphologie, l'inclusion du *B. spathulata* dans le genre *Hormathophylla* ne nous paraît pas acceptable et cela pour des raisons identiques à celles que nous avons évoquées pour séparer l'*A. rupestris* du même genre.

En définitive, le taxon asiatique partage un plus grand nombre de caractères avec l'*A. rupestris* qu'avec aucune espèce du genre *Hormathophylla*. Seuls les pétales profondément incisés et les feuilles spatulées-tronquées distinguent nettement le *B. spathulata* de l'*A. rupestris*. Jusqu'à plus ample informé et à défaut de propositions plus satisfaisantes, nous adoptons pour cette dernière espèce le binôme proposé par Cullen & Dudley. Cependant, force est d'admettre que l'*A. rupestris* est une espèce isolée systématiquement et qui selon toute probabilité ne possède pas de taxons correspondants en Europe.

¹ Le genre *Aurinia* au sens de Dudley comprend une autre espèce à fleurs blanches l'*A. uechtritiziana* (Bornm.) Cullen & Dudley, taxon traité par "Flora Europaea" dans le genre monotypique *Lepidotrichum* Velen. & Bornm.

Description

Chaméphyte cespiteux à parties herbacées vert argenté, à poils étoilés apprimés; souche divisée en quelques axes à croissance annuelle très courte (de l'ordre de quelques mm), recouverts par les restes densément imbriqués des feuilles des années précédentes (base élargie des pétioles et nervure principale), constituant une colonne épaisse (0.4 à 1 cm de diamètre), couronnée par une rosette de feuilles. Feuilles grandes, oblongues-étroites (50 à 90 x 4 à 7 mm), atténuées en un pétiole 1 à 2 fois plus court que le limbe, à nervures médiane et latérales saillantes en-dessous. Hampes florales naissant à l'aisselle des feuilles inférieures des rosettes, dressées, atteignant 8 à 25 cm, simples, feuillées dans la moitié ou les $\frac{2}{3}$ inférieurs, s'allongeant après la floraison; feuilles caulinaires linéaires-oblongues (10 à 15 x 1.5 à 2 mm), 1 à 2 fois plus courtes que les entre-nœuds. Fleurs blanches; pétales entiers (4 à 5 x 2 à 2.8 mm) à limbe obtus; sépales dressés; filets des étamines cylindriques, tous dépourvus d'appendice ou de dent, élargis à la base tendant à recouvrir les nectaires; anthères jaunes. Silicules dressées, obovales, obtuses ou tronquées au sommet (5.5 à 7 x 4 à 5.5 mm), comprimées, groupées en grappe lâche de 5 à 8 cm de long. Pédicelles fructifères 1.5 à 2 fois plus longs que les silicules. Valves pubescentes vert cendré à glabrescentes, à trichome furfuracé-étoilé, à poils disséminés sur la face interne également, à nervation réticulée inapparente. Style très court (0.2 à 0.5 mm), massif (fig. 431). Loges 2-ovulées, 1(-2)-spermes. Graines elliptiques (3 à 3.4 x 2:5 mm), non mucilagineuses, marginées à aile très étroite (0.05 mm), mais plus large à l'extrémité chalazienne (0.25 mm). Embryon pleurorrhizé. Floraison de (mai) juin à juillet (août).

Le subsp. *cyclocarpa* (Boiss.) Cullen & Dudley d'Asie Mineure diffère du type européen par ses ovaires toujours glabres même quand ils sont très jeunes alors qu'ils offrent une pubescence lépidote-étoilée quoique peu apparente et partiellement caduque chez le subsp. *rupestris*.

Alyssum purpureum Lag. & Rodr., Anales Ci. Nat. 5: 275. 1802 $\equiv$ *Ptilotrichum purpureum* (Lag. & Rodr.) Boiss., Elenchus: 12. 1838.

L'aire principale de l'*Alyssum purpureum* est névadéenne. Cantonné sur la haute chaîne siliceuse, il colonise de préférence les pelouses écorchées culminales ou les éboulis schisteux fins. Les groupements qui l'hébergent, dont le degré de recouvrement n'excède jamais 30 à 40%, appartiennent à l'alliance du *Ptilotrichion purpureae*, décrite par Quézel (1953) dont l'*A. purpureum* est une des caractéristiques les plus constantes. Il entre dans la composition floristique des deux associations qui composent cette unité phytosociologique. Au-dessus de 3000 m, il s'agit de l'association à *Festuca clementei* et *Erigeron frigidus* végétant sur les éboulis fixés et sur les crêtes où la roche-mère se délite sur place. Aux altitudes inférieures comprises entre 2500 et 3000 m, il croît dans l'association plus héliophile et xérophile à *Festuca pseudo-eskia* et *Festuca spadicea* var. *baetica* colonisant les débris schisteux plus grossiers. En dehors de son domaine névadéen, l'*A. purpureum* se retrouve en de rares localités dans les Sierras de Cabrilla (Heywood, 1961) et de Sagra où il croît dans les rocaïlles calcaires de l'étage supérieur.

A notre connaissance aucune numération chromosomique concernant l'*A. purpureum* n'a été publiée à ce jour. En revanche, J. Contandriopoulos dans une

communication orale nous a indiqué avoir dénombré $2n = 32$. Ainsi, il serait tétraploïde et son nombre de base $x = 8$ serait conforme au nombre le plus courant dans la tribu des *Alysseae*.

Plusieurs auteurs ont souligné la parenté de l'espèce bétique avec les *Ptilotrichum* asiatiques (*Pt. canescens*, *Pt. tenuifolium*). Comme nous l'avons vu précédemment (p. 192) Boissier fut un des premiers à les rapprocher. Tout récemment encore, Dudley & Cullen (l.c.: 226 à 227) notaient à propos du *Pt. purpureum* "resembles and is very closely related to *Pt. canescens* and *Pt. tenuifolium*" et plaçaient ces trois taxons dans la section type du genre *Alyssum*.

A notre avis, il n'y a guère d'affinités entre le genre *Ptilotrichum* au sens strict et l'*A. purpureum*. Les auteurs précités ont sans doute été trompés par l'habitus assez semblable des espèces asiatiques et bétique, surtout si l'on compare des exsiccata. Les ressemblances, plus apparentes que réelles, tiennent peut-être à des phénomènes de convergence induits par des exigences édaphiques communes. En fait tous les arguments que nous avons énoncés pour séparer les deux *Ptilotrichum* asiatiques des *Hormathophylla* et des autres genres appartenant aux *Alysseae*, s'appliquent sans restriction à l'*A. purpureum*. Les critères les plus décisifs sont respectivement le type biologique, l'*A. purpureum* est un chaméphyte alors que les *Ptilotrichum* sont des hémicryptophytes à stolons hypogés, la nature du trichome, étoilé (pl. Xd) et non "plumeux", enfin le nombre chromosomique de base qui est $x = 8$ et non pas $x = 11$? ou $x = 23$?

L'indépendance taxonomique du genre *Ptilotrichum* vis-à-vis de l'*A. purpureum*, que nous croyons avoir établie, remet en question les affinités de cette dernière espèce. Si ces caractères floraux coïncident en tout point avec ceux du genre *Hormathophylla*, ses caractères végétatifs offrent en revanche quelques différences qui nous font hésiter à la transférer dans ce genre. Il s'agit en particulier des feuilles qui sont distribuées régulièrement sur tout l'axe stérile et non rapprochées au sommet ou toutes en rosette. D'autre part, les feuilles ne sont pas caduques, mais persistent même sur la souche souterraine. Dans l'état actuel de nos connaissances, nous ne pouvons pas nous prononcer sur la position systématique exacte de l'*A. purpureum*, incertitude qui nous a engagé à rétablir comme binôme le basionyme. Notre conclusion "par manque d'information complémentaire" rejoint d'ailleurs la position défendue pour d'autres motifs par Dudley & Cullen.

Description

Chaméphyte de 3 à 8 cm, gris argenté, à trichome étoilé, apprimé; souche souterraine divisée (adaptation à la mobilité du terrain par résistance à l'ensevelissement), couchée à dressée; axes aériens courts, ramifiés dès la base. Rejets stériles relativement longs (au moins à la maturité des silicules) atteignant la moitié voire les $\frac{3}{4}$ de la hauteur des hampes florales, feuillés sur toute leur longueur. Feuilles linéaires-oblongues rigides, planes, celles des rejets stériles de 8 à 12 mm de long sur 1 à 2 mm de large, les caulinaires nombreuses, à peine plus courtes que les précédentes, 2 à 4 fois plus longues que les entre-nœuds, les supérieures atteignant les pédoncules floraux. Inflorescence simple, dense ne s'allongeant pas après la floraison. Fleurs rose vif; sépales dressés; pétales (4 à 5.5 x 2 à 3 mm) à limbe obtus; étamines à anthères jaunes, filets à section circulaire, tous inappendiculés et dépourvus de dent; nectaires coniques-piriformes, divergents. Silicules dressées, elliptiques-ovales,

aiguës, latiseptées, comprimées, groupées en grappe ombelliforme dense. Valves pubescentes à poils étoilés; style de 1.5 à 1.8 mm. Loges 2-ovulées, 1 à 2-spermes, graines elliptiques, non ailées. Floraison de juin à juillet (août).

Considérations générales sur le genre *Hormathophylla*

Le genre *Hormathophylla* tel que nous le concevons a hérité la plus grande partie des espèces européennes (8 en tout) rattachées auparavant au genre *Ptilotrichum*. Seuls les *Pt. rupestre* et *Pt. purpureum* n'ont pu y être rapportés. De plus le *Berteroa spathulata*, inclus par Cullen & Dudley dans le genre *Hormathophylla* en a été exclu. Cependant, même pris dans ce sens, le genre n'est pas parfaitement homogène et plusieurs groupes d'espèces à affinités plus prononcées se dessinent.

Le premier groupe comprend les trois endémiques bétiques, *H. reverchonii*, *H. cadevalliana* et *H. longicaulis*, qui partagent plusieurs caractères non seulement morphologiques, touchant essentiellement à l'appareil reproducteur (formes et dimensions des fruits et des graines, nectaires piriformes, etc.), mais aussi caryologiques, leurs nombres zygotiques étant multiples de 14. Si l'*H. reverchonii* se distingue facilement des *H. cadevalliana* et *H. longicaulis* par ses caractères végétatifs (feuilles très grandes, pubescence non apprimée, poils à rayons entremêlés), les deux autres espèces sont très proches l'une de l'autre à tous égards. Leur habitus presque identique ainsi que la formation de tétravalents lors de la syndèse méiotique chez l'*H. longicaulis* laissent penser que ce dernier taxon dérive par autopolyploïdie de l'*H. cadevalliana* qui serait le patroendémique correspondant. L'époque de floraison plus tardive de l'*H. longicaulis* par rapport à l'*H. cadevalliana* et dans une moindre mesure sa distribution plus étendue parlent dans le même sens.

Plusieurs auteurs voient dans l'*H. pyrenaica* le parent le plus proche de l'*H. reverchonii*. Pau (in Heywood, 1961) allait même jusqu'à subordonner à titre de variété l'endémique bétique à l'espèce pyrénéenne. Heywood (1961) écrivait aussi "The closest ally of this species (sous-entendu *H. reverchonii*) is *Pt. pyrenaicum*". En réalité, la cytologie infirme cette hypothèse et nos recherches montrent que l'*H. pyrenaica* diffère de l'*H. reverchonii* non seulement par le nombre chromosomique $n = 16$ au lieu de $n = 14$, mais aussi par des détails morphologiques, silicules pubescentes, style très long (fig. 43e), anthères rouge violacé, graines marginées ou à aile très étroite, etc. Par surcroît, nos expériences de croisement bien qu'à peine ébauchées montrent déjà que l'hybride *H. reverchonii* $\times$ *H. pyrenaica* (le parent femelle est cité en premier) est sinon impossible du moins assez difficile à réaliser; nos premières tentatives pour les croiser s'étant révélées infructueuses. Malgré un développement presque normal, quoique plus lent, des silicules après la pollinisation, les ovules se dessèchent très tôt. En définitive, l'*H. pyrenaica* donne l'impression d'être un taxon isolé, que l'on doit considérer comme un paléopolyploïde.

Le troisième groupe comprend les espèces à feuilles linéaires-oblongues et à souche très ramifiée dès la base, soit les *H. halimifolia*, *H. macrocarpa* et *H. spinosa*. Les deux premières offrent un habitus très semblable et ne diffèrent nettement que par la forme des silicules et la dimension des fleurs. Nous les considérons comme des schizoendémiques. L'*H. spinosa*, qui à lui seul embrasse presque toute l'aire du

genre, a le port des deux taxons précédents, mais en diffère par la spinescence prononcée de ses hampes florales. D'autre part, ses silicules cochléaires et ses graines marginées à peine ailées, le rapprochent du groupe de l'*H. lapeyrousiana*. Enfin si les données cytologiques de Quézel (l.c.) signalant le cytotype diploïde en Afrique du Nord sont confirmées, l'*H. spinosa* serait la seule espèce ayant gardé le caractère diploïde primitif dans une partie de ses populations. Les deux autres espèces et les populations européennes de l'*H. spinosa* sont toutes à $2n = 32$.

Les deux dernières espèces, à savoir les *H. cochleata* et *H. lapeyrousiana*, constituent un groupe bien distinct par leur port tortueux, leurs silicules étalées, cochléaires et leurs graines mucilagineuses, marginées. Leurs caractères communs sont si variés qu'il nous paraît difficile de les imputer à des phénomènes de convergence. Ainsi en dépit de la couleur différente de leurs fleurs, les *H. cochleata* (fl. jaune d'or) et *H. lapeyrousiana* (fl. blanches) nous paraissent très affines; notons que la sippe espagnole de l'*H. cochleata* offre une couleur intermédiaire (crème). De plus les deux espèces présentent la même amplitude de variation morphologique; certains individus à port très contracté atteignent à peine 4 à 7 cm, d'autres 20 à 30 cm voire plus. Dans ce contexte, il est d'autant plus surprenant de trouver des nombres chromosomiques sans rapport apparent entre eux tels que $n = 11$ (*H. cochleata*) et $n = 15$ (*H. lapeyrousiana*). L'hypothèse d'une aneuploïdie récente doit être exclue étant donné la régularité de la méiose et du pollen des deux espèces.

Des résultats cytologiques se dégagent deux constatations importantes. La première a trait au degré de polyploïdie. En abordant l'étude cytologique de ce groupe, que d'aucuns considéraient comme formé de paléoendémiques tertiaires, on pouvait s'attendre à trouver une forte proportion de taxons diploïdes à $n = 8$. Or nos observations ont démontré au contraire que tous les *Hormathophylla* ont un nombre gamétique supérieur à 8, exception faite peut-être de tout ou partie des populations africaines de l'*H. spinosa*. L'autre fait inattendu est la grande variété des nombres gamétiques mis en évidence ($x = 11, 14, 15, 16, 32$) alors que, comme l'a fait remarquer Contandriopoulos (1969), "la tribu des *Alysseae* est très homogène au point de vue chromosomique avec un nombre de base $x = 8$ ". Chez les *Alyssum* par exemple où les nombres chromosomiques d'une cinquantaine de sippes différentes ont été déterminés, tous les nombres sont multiples de 8. A notre connaissance, à part 5 espèces d'*Hormathophylla*, seuls les genres *Farsetia* ($x = 6$), *Lobularia* ($x = 11, 12$) et *Ptilotrichum* ($x = 11?$ ou $23?$) offrent un nombre de base différent de $x = 8$.

La variété des nombres de base pose le problème de leur origine. L'évolution s'est-elle faite à partir de taxons à $x = 7$ ou $x = 8$ ou encore a-t-elle procédé par dysploïdie ascendante ou descendante? Un fait semble toutefois acquis: la fréquence remarquable du nombre $x = 8$ dans plusieurs genres voisins et dans de nombreuses espèces permet de penser qu'il constitue un des nombres primitifs (sinon le seul) dont dérivent les autres. Dès lors pour tenter d'expliquer la phylogénie du genre *Hormathophylla*, nous avons imaginé deux hypothèses qui tiennent compte à la fois des affinités morphologiques et des caractères cytologiques des différentes espèces.

La première suppose à l'origine deux nombres de base distincts $x = 7^1$ et $x = 8$. Les nombres actuels en seraient dérivés soit par polyploïdie, ce qui donnerait respectivement $2n = 28$ et $2n = 32$, soit par hybridation entre taxons à $x = 7$ et

¹ $x = 7$ a d'ailleurs pu prendre naissance à partir de $x = 8$ par translocations inégales et perte de segments.

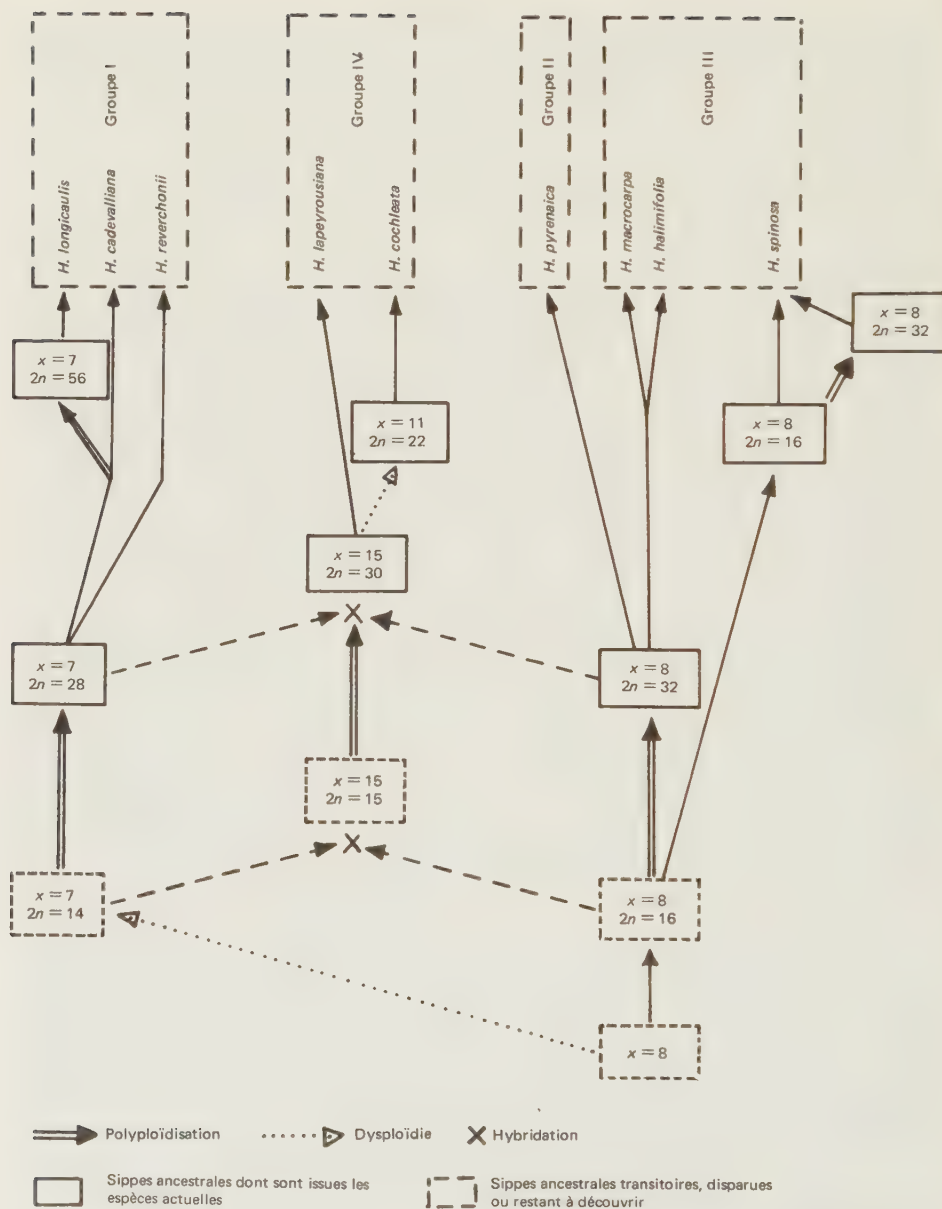


Fig. 45. — Essai de phylogénie du genre *Hormathophylla*.

Sur les figures 45 et 46, la différenciation des sippes est d'autant plus récente que la dichotomie se trouve placée plus haut.

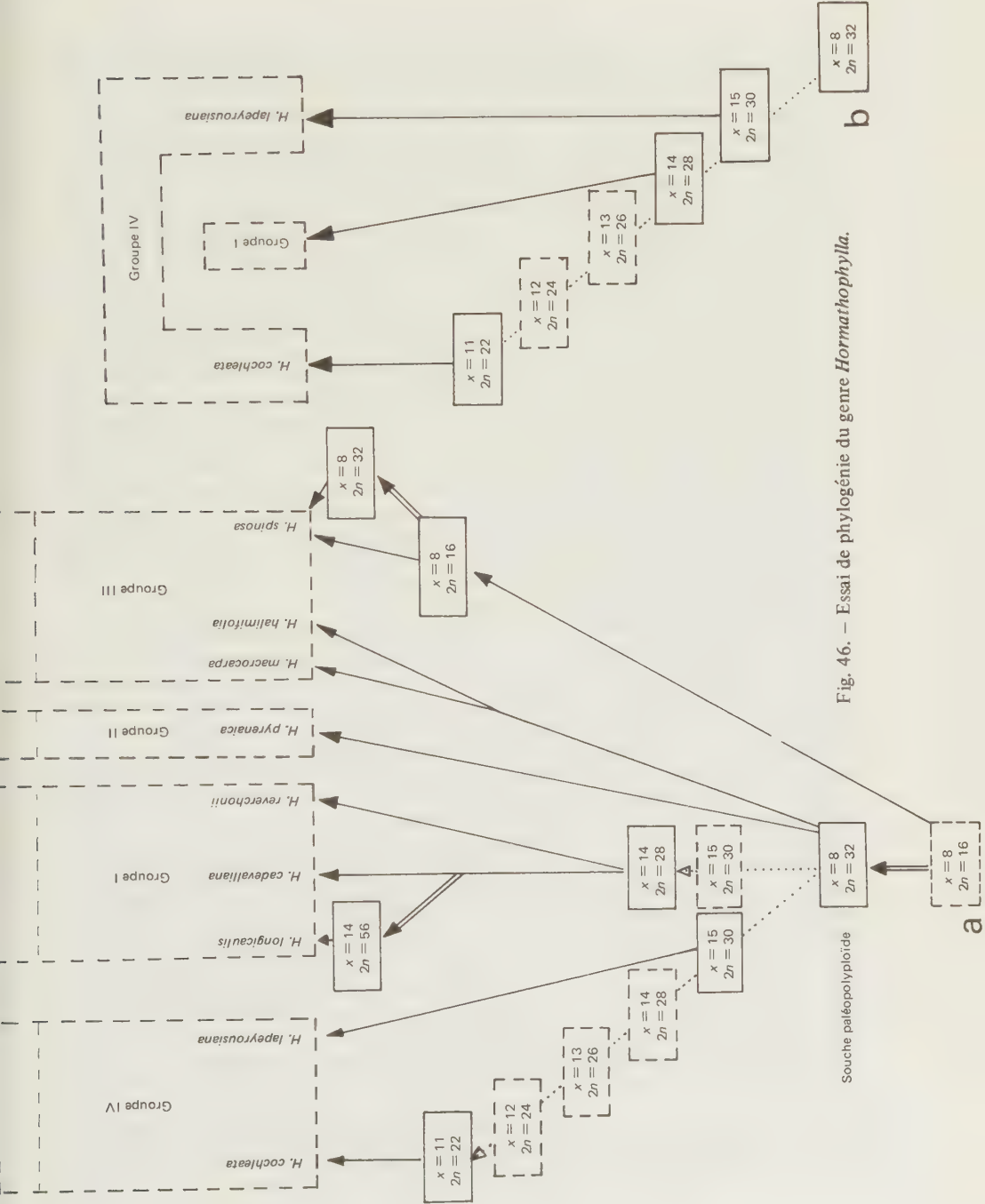


Fig. 46. — Essai de phylogénie du genre *Hormathophylla*.

$x = 8$ suivie d'un redoublement du nombre chromosomique (amphidiploïdie), soit encore par hybridation entre deux autopolyploïdes à $n = 14$ et à $n = 16$. L'argument qui plaide en faveur de ce schéma, illustré ci-dessus (fig. 45), est l'existence à côté d'espèces à $x = 7$ et à $x = 8$ d'un taxon à $x = 15$ ($7 + 8$) à savoir l'*H. lapeyrousiana*. Géographiquement parlant, cette hypothèse est vraisemblable puisque l'aire de l'*H. lapeyrousiana* est comprise entre les espèces bétiques à $n = 14$ et françaises à $n = 16$. En revanche, il peut paraître surprenant que les parents diploïdes présumés à $n = 7$ et $n = 8$ aient tous disparu, une réserve étant cependant faite au sujet de l'*H. spinosa*. Quant au nombre $2n = 22$, on peut difficilement admettre qu'il soit né de la réunion de gamètes à $n = 14$ et à $n = 8$, la régularité de la méiose des plantes à $2n = 22$ exigeant le postulat accessoire très improbable de la présence dans le nombre $n = 8$ de deux génomes homologues à $x = 4$. Une telle hypothèse a toutefois été défendue par Favarger (1964a) dans le genre *Erysimum* pour expliquer le déroulement à peu près régulier de la méiose d'un hybride triploïde à $2n = 21$. Favarger écrit "tout se passe un peu comme si les *Erysimum* diploïdes étaient déjà des polyploïdes et qu'un génome primitif à $x = 4$ avait laissé des traces". Cependant, il convient de rappeler que chez les *Erysimum*, où l'aneuploïdie et la polyploïdie paraissent plus récentes que chez les *Hormathophylla*, les phénomènes d'hybridation sont fréquents même entre espèces éloignées au point de vue systématique. Dans le genre *Hormathophylla* en revanche, aucun hybride spontané n'a jamais été signalé et par surcroît ils sont très difficiles, voire impossibles à réaliser expérimentalement. Même si l'on ne peut pas exclure l'hypothèse d'une origine très ancienne, par amphidiploïdie, du caryotype à $2n = 22$ à partir d'espèces à $x = 7$ et à $x = 4$, il nous paraît plus défendable d'imaginer que le nombre chromosomique de l'*H. cochleata* est issu par dysploïdie d'une souche à $2n = 30$.

La deuxième hypothèse (fig. 46) admet une dysploïdie descendante à partir d'une souche paléopolyploïde à $n = 16$. Les différentes étapes de l'évolution du caryotype sont marquées ici par les nombres $x = 16, 15, 14, 11$, seuls les nombres intermédiaires 13 et 12 ayant disparu ou restant à découvrir. L'absence d'espèces diploïdes à $n = 7$, le fait que le seul haut polyploïde (*H. longicaulis*) ne soit pas hexaploïde, mais octoploïde sur la base 7, donc tétraploïde si l'on envisage $x = 14$,¹ et que sa méiose n'offre pas d'appariements de plus de 4 chromosomes, l'absence générale de multivalents chez les espèces à $2n = 28$ ou $2n = 32$ (tout au moins chez les espèces dont nous avons vu les diacinèses et les métaphases I) sont autant d'arguments qui étayent notre hypothèse. Une objection se rapportant au groupe de l'*H. lapeyrousiana* peut néanmoins être formulée. En admettant, comme il est tentant de le faire, une seule série dysploïde (fig. 46b), le groupe IV aurait une origine polyphylétique. Cependant, même si le caractère mucilagineux a pu naître de façon indépendante dans deux phylums, il nous paraît difficile de croire que les nombreux caractères communs de l'*H. lapeyrousiana* et de l'*H. cochleata* résultent d'une évolution convergente. Nous croyons plus vraisemblable d'admettre deux séries dysploïdes à partir de $n = 16$ (fig. 46a). L'une touche les espèces bétiques à $x = 14$, l'autre conduit à l'*H. lapeyrousiana* et à l'*H. cochleata*. Dans cette dernière éventualité, il serait possible de ramener l'origine des deux lignées à une souche commune à $x = 15$ à partir de laquelle les groupes I et IV seraient nés. Il convient toutefois

¹ Si l'*H. longicaulis* avait été à $2n = 42$ ($6x$ sur la base de $x = 7$) force nous aurait été d'admettre comme nombre de base $x = 7$ au lieu de $x = 14$, un taxon ne pouvant être triploïde (3×14).

de réserver l'avenir et d'attendre que nous ayons pu réaliser l'étude cytologique des formes atlasiques de l'*H. cochleata* et des variétés des Mts Ibériques de l'*H. lapeyrousiana*.

Peut-être trouverons-nous aussi dans les recherches expérimentales que nous avons entreprises, matière à expliquer d'une manière moins subjective la phylogénie du genre *Hormathophylla*. A l'heure actuelle, notre programme d'hybridations bien qu'à peine ébauché appelle déjà quelques remarques. Par nos premiers essais de croisements qui intéressent des plantes possédant les nombres gamétiques $n = 14$ et $n = 16$, nous avons cherché à obtenir des individus à $2n = 30$ chromosomes dont nous attendions deux enseignements. S'il s'avère que l'hybride est réalisable, cela renforcerait l'hypothèse d'une origine du nombre $2n = 30$ soit par amphidiploïdie, ou par croisement de deux sippes autotétraploïdes. D'autre part, le degré de la syndèse méiotique donnerait des indications précieuses concernant les affinités des différents génomes en présence. Nous avons vu plus haut que le croisement *H. reverchonii* $\times$ *H. pyrenaica* s'était soldé par un échec. Toutefois, avant de conclure qu'il est irréalisable, il convient de renouveler l'expérience et de tenter l'hybridation réciproque. En revanche, l'hybride *H. cadevalliana* $\times$ *H. halimifolia* nous a donné quelques graines. Celles-ci, beaucoup plus petites que les graines normales, ont germé sur milieu artificiel (Orchid-agar) et trois d'entre elles ont pu être repiquées en terre. Actuellement elles sont encore trop fragiles pour permettre de vérifier leur nombre chromosomique. Le seul élément qui laisse présumer la réussite de la fécondation croisée est le fait que les jeunes plantules offrent des ébauches d'axes secondaires à l'aisselle des premières feuilles, caractère très accusé chez le parent mâle (*H. halimifolia*). Les deux autres croisements que nous avons tentés sont: *H. macrocarpa* $\times$ *H. cadevalliana* et *H. cadevalliana* $\times$ *H. pyrenaica*. Dans le premier cas, facilement réalisable au point de vue technique (les filets des étamines et les pétales sont étalés dans le parent femelle), l'ovaire fécondé s'accroît normalement, quoique plus lentement. En revanche, les graines sont très petites (0.3 à 0.8 mm de diamètre). Leur testa bien différenciée, beige clair, est gonflée, d'aspect gaufré à la loupe, mais ne renferme pas d'embryon. Dans le dernier essai, nous n'avons obtenu que trois graines (sur une quarantaine de fleurs émasculées et pollinisées), plus petites (1 mm de diamètre) que les normales, dont deux ont germé et dont une seule a survécu au repiquage. Là encore il est trop tôt pour affirmer qu'elle résulte bien d'une hybridation et non pas d'une autofécondation, voire d'une polyhaploïdisation. Remarquons cependant que les feuilles de cette plantule sont plus larges et que leur pubescence est moins apprimée que chez le parent femelle (*H. cadevalliana*).

Nos recherches expérimentales, très fragmentaires, méritent d'être étendues à d'autres taxons, en particulier à ceux offrant les mêmes nombres de base. Cependant, les premiers résultats montrent déjà que des espèces telles les *H. reverchonii* et *H. pyrenaica* ou *H. cadevalliana* et *H. halimifolia* qui ont souvent été rapprochées, voire confondues, sont en réalité très isolées génétiquement.

En définitive, l'endémisme très strict de la majorité des *Hormathophylla*, leur extrême spécialisation écologique, plusieurs sont des rupicoles exclusifs, le fait qu'il s'agit de plantes ligneuses, sont autant d'arguments qui parlent en faveur de leur origine très ancienne que nombre de botanistes ont reconnue avant nous, en la qualifiant de "tertiaire". Seul l'*H. longicaulis*, apoenémique bétique a une origine plus récente et dérive de l'*H. cadevalliana*. Il n'est donc pas surprenant que ce long isolement ait conduit à la différenciation cytologique et morphologique d'unités taxonomiques si distinctes qu'il est aujourd'hui très difficile de définir leurs affinités

réciroques. Cela explique en grande partie les vicissitudes de leur histoire nomenclaturale.

Clé de détermination des *Hormathophylla*

- | | | |
|-----|--|---|
| 1a. | Hampes florales transformées en épine simple ou rameuse | 2 |
| 1b. | Plantes non spinescentes | 3 |
| 2a. | Silicules dressées, turgides, sphériques; fleurs grandes (8 à 11 mm de diamètre), blanches; épines simples <i>H. macrocarpa</i> | |
| 2b. | Silicules étalés, ± comprimées; fleurs petites (4 à 6 mm de diamètre), blanches ou roses; épines rameuses <i>H. spinosa</i> | |
| 3a. | Style (3.5-5 mm) égalant la silicule mûre; silicules pubescentes (au moins les plus jeunes) <i>H. pyrenaica</i> | |
| 3b. | Style 2 à 5 fois plus court que la silicule mûre; silicules glabres | 4 |
| 4a. | Silicules cochléaires, étalées; infrutescence lâche; graines mucilagineuses | 5 |
| 4b. | Silicules biconvexes, ± dressées; infrutescence en grappe corymbiforme (au moins les silicules supérieures); graines non mucilagineuses. | 6 |
| 5a. | Feuilles des rosettes stériles obovales-spatulées; fleurs de couleur crème ou jaune <i>H. cochleata</i> | |
| 5b. | Feuilles oblongues; fleurs blanc pur <i>H. lapeyrousiana</i> | |
| 6a. | Feuilles oblongues, étroites (2-4 mm); silicules comprimées <i>H. halimifolia</i> | |
| 6b. | Feuilles obovales-spatulées, larges de 8 à 25 mm; silicules ± turgides | 7 |
| 7a. | Feuilles larges de 15 à 20(-25) mm; fleurs grandes (6 à 8 mm de diamètre) <i>H. reverchonii</i> | |
| 7b. | Feuilles larges de 6 à 10 mm; fleurs petites (4 à 6 mm de diamètre). . . . | 8 |
| 8a. | Hampes florales atteignant 25 à 60 cm; floraison tardive (juillet-août) <i>H. longicaulis</i> | |
| 8b. | Hampes florales de 10 à 25 cm; floraison précoce (mai-juin) <i>H. cadevalliana</i> | |

Oxytropis campestris (L.) DC., Astrag.: 74. 1802.

F., B.-A., crête entre le Petit Mourre et le Mourre de Chanier, 1880 m (NEU K02121), 2n = 48.

E., Ge., versant nord du Puig d'Alp, 2300 m (NEU K02120), 2n = 48.

AND., Pic de Casamanya, versant sud-est, 2300-2450 m (NEU K02155), 2n = 48.

F., P.-O., crête entre le Coll Mitja et le Pic Redoun, 2500 m (69-422), 2n = 48.

E., Hu., Collado de la Castanesa, 2700 m (NEU K02119), 2n = 48.

Le groupe de l'*O. campestris* a récemment fait l'objet d'une révision taxonomique par Leins & Merxmüller (1966). Les auteurs allemands reconnaissent en Europe quatre espèces, dont trois sont des orophytes endémiques du sud de l'Europe, soit l'*O. foucaudii* Gillot de la chaîne pyrénéo-cantabrique (cf. p. 232) et les *O. prenja* (Beck) Beck et *O. urumovii* Jav. des Balkans. L'*O. campestris* présente en revanche une aire très large, divisée en deux secteurs principaux. Le premier couvre les régions boréo-arctiques, de la Scandinavie au nord-est de la Sibérie et pour certains auteurs l'Amérique du Nord. L'autre, centre et sud-européen, discontinu, comprend les Pyrénées, les Alpes, les Abruzzes, les Balkans et les Carpathes avec des irradiations en Ecosse et dans le sud de la Suède (carte 245b in Meusel & al., 1965). La vaste répartition de l'*O. campestris* a pour corollaire une grande amplitude de variation morphologique. En Europe, Leins & Merxmüller (l.c.) distinguent trois sous-espèces. Le subsp. *campestris* se rencontre dans toutes les parties de l'aire, exception faite des régions les plus septentrionales réservées au subsp. *sordida* (Willd.) Hartman. Le subsp. *tirolensis* (Sieber ex Fritsch) Leins & Merxm., forme à fleurs bleu violacé, est endémique des Alpes centro-orientales. Son statut taxonomique serait d'après les auteurs précités tout à fait indépendant de celui du subsp. *sordida* avec lequel il a souvent été confondu. Dans la flore d'U.R.S.S., Fedchenko & Vassil'chenko (in Komarov & al., 1948) élèvent au rang d'espèces le subsp. *sordida* qu'ils choisissent, par ailleurs, comme type du ser. *Sordidae* Vass. groupant dans leur dition quelque 13 espèces dont en particulier les *O. sulphurea* (Fisch.) Ldb., *O. maydelliana* Trautv. et *O. schischkinii* Vass. Quant au matériel américain, sa position systématique est encore très controversée. Boivin (1967), pour le territoire canadien, ne retient pas moins de sept variétés de l'*O. campestris*, toutes subordonnées au subsp. *gracilis* (Nels.) Boivin que cet auteur définit par rapport aux formes eurasiatiques comme ayant une gousse complètement dépourvue de septum dorsal. Ce critère ne nous paraît pas très convaincant, car d'après nos observations, les gousses de l'*O. campestris*, si elles offrent un septum ventral bien développé, ne présentent pas en revanche de crête dorsale. Les deux parois du légume, qui est un peu canaliculé sur le dos, forment tout au plus dans la loge carpellaire, un angle saillant, sous la nervure dorsale, qui n'est cependant jamais prolongé en crête, du moins dans le matériel alpin et pyrénéen que nous avons eu entre les mains. Meusel & al. (l.c.) adoptent un point de vue différent puisqu'ils ne citent pas l'*O. campestris* en Amérique du Nord où il serait remplacé entre autres par les *O. monticola* A. Gray [= *O. gracilis* (Nels.) K. Schum.], *O. jordanii* Pors. [= *O. campestris* subsp. *gracilis* (Nels.) Boivin var. *jordanii* (Pors.) Welsh] et *O. terrae-novae* Fern. Au point de vue cytologique, l'*O. campestris* est à $2n = 48$ chromosomes, soit hexaploïde, dans toutes les stations européennes qui ont fait l'objet d'études caryologiques. Ainsi, ce nombre a été trouvé par Sorsa (1963) sur des plantes d'origine finlandaise qui entrent dans l'aire du subsp. *sordida* d'après les indications chorologiques de Leins & Merxmüller. Jalas (1950), corrigeant le nombre $2n = 32$ qui lui est attribué par Löve & Löve (1948) [erreur hélas perpétuée dans plusieurs citations récentes de nombres chromosomiques], indique pour les subsp. *typica* (= subsp. *campestris*) et *sordida* le nombre zygotique $2n = c. 48$. Ce résultat a encore été confirmé par Laane (1966) sur une population norvégienne qu'il rapporte bien au subsp. *sordida*. Dans la partie sud de l'aire, les données publiées à ce jour concernent deux populations, également hexaploïdes, l'une de l'Oetztal (Autriche, Favarger, 1962b), l'autre de la Vallée d'Ossoue (H.-P., Favarger & Küpfer, 1968). Les témoins de la plante autrichienne que nous avons vus dans l'herbier C. Favarger (NEU) coïncident par plusieurs

caractères (pétales polychromes à couleur bleue dominante, étendard 1.5 fois plus larges que les ailes, stipules adnées au pétiole sur la moitié de leur hauteur) avec le subsp. *tiroliensis*. Seule la largeur de l'étendard est supérieure à celle qu'indiquent Leins & Merxmüller pour l'endémique des Alpes centro-orientales.

La constance des caractères cytologiques de l'*O. campestris* contraste avec sa variabilité morphologique. A ce propos, il est intéressant de noter que le gradient morphologique est sensiblement identique dans les Alpes et les Pyrénées. Dans les deux chaînes, à côté de plantes robustes (15-20 cm de hauteur) à pubescence clairsemée, on observe des formes prostrées (3 à 6 cm) densément velues-soyeuses, qui offrent une souche à divisions courtes et serrées, ce qui correspond "en gros" à l'habitus de l'*O. alpinus* Ten. (inclus dans le subsp. *campestris* par Leins & Merxmüller). Ces dernières sont en général liées à des stations sèches, sur calcaire, mais sont plus que de simples accommodats puisque les échantillons que nous avons cultivés gardent leur habitus propre, au moins après deux ans de culture comparée. Enfin, des populations à fleurs bleu violacé existent aussi bien dans les Alpes, où elles correspondent au subsp. *tiroliensis*, que dans les Pyrénées (aragonaises avant tout) où en revanche elles n'ont pas de statut taxonomique propre, du moins à notre connaissance. La question était de savoir si parmi toutes ces variétés, il n'en existerait pas une offrant une valence chromosomique moins élevée que celle hexaploïde rapportée par les travaux antérieurs. Or, nos numérations s'adressant à des populations relativement méridionales et à des plantes morphologiquement très diverses ont toutes révélé $2n = 48$. Les trois premières populations ont été prélevées dans des pelouses alpines sur calcaire, dans des stations très sèches et ensoleillées où l'*O. campestris* offrait le port de l'"*O. alpina*". Au Pic de Casamanya, la couleur des fleurs de ce taxon variait du jaune paille au bleu violacé en passant par tous les intermédiaires. Nous avons dans ce cas pris garde à fixer plusieurs individus de couleur différente, car la question d'une introgression éventuelle entre l'*O. campestris* et l'*O. halleri* subsp. *halleri* pouvait se poser, les deux espèces croissant côte à côte. Cependant, le caryotype à $2n = 48$ de tous les individus fixés, la régularité de leur pollen, les stipules et les gousses tout à fait conformes à celle de l'*O. campestris* ont réfuté cette hypothèse qui aurait impliqué l'hybridation des deux espèces et le rétrocroisement répété de leurs hybrides. La différence des nombres chromosomiques des deux espèces, vérifiée dans cette station ($2n = 48$ pour l'*O. campestris* et $2n = 32$ pour l'*O. halleri*) rend d'ailleurs très peu probable un tel processus bien que des hybrides aient été signalés entre les deux espèces (*O. hybrida* Brügger), mais dans d'autres régions. La population du Coll Mitja croissait sur substrat siliceux et correspondait aux formes robustes, peu poilues, du subsp. *campestris*. Enfin, au Collado de la Castanesa, l'*O. campestris* que nous avons récolté sous le nom de l'*O. halleri* était remarquable par ses fleurs d'un bleu violacé foncé. La structure de la gousse et la conformation des stipules (fig. 47c) devaient nous montrer qu'il s'agissait en fait d'une forme de l'*O. campestris*. Les autres caractères propres à cette sippe sont les inflorescences pauciflores (5- à 8-flores) et la pubescence clairsemée des feuilles. Elle croissait dans des zones de contact entre les schistes graphiteux de la Sierra Negra et les calcaires du Pic de Castanesa en compagnie d'espèces calcicoles, telles les *Arenaria multicaulis*, *Astragalus australis*, ou acidophiles comme les *Jasione humilis*, *Gentiana alpina* et *Tanacetum alpinum*. Des plantes en tout point identiques à l'*Oxytropis* de Castanesa se trouvaient parmi les exsiccata que M. P. Montserrat (JCP) a mis à notre disposition et qui provenaient de la Valle de Estos (Hu., Benasque) et de Montanyo de Llacs (Le., Parque Nacional de Aigües Tortes, 2200 m). Dans l'état actuel de nos connais-

sances, il nous paraît prématuré de définir un nouveau taxon infraspécifique. Cependant, ce taxon semble d'ores et déjà circonscrit au versant espagnol des Pyrénées centrales et très constant au point de vue morphologique.

En définitive, les données cytologiques n'ont pas élucidé la question de l'origine de l'*O. campestris* qui reste très obscure. Peut-être que l'étude des *O. prenja* et *O. urumovii* apportera quelques éclaircissements. Quoiqu'il en soit, il nous paraît peu probable que l'*O. foucaudii*, diploïde (cf. p. 232) ait participé d'une manière quelconque à la genèse de l'*O. campestris* hexaploïde dont il conviendra plutôt de rechercher les affinités du côté des espèces asiatiques ou américaines. Plusieurs d'entre elles ont déjà fait l'objet d'études cytologiques. Parmi les premières, nous citerons l'*O. sordida* (Willd.) Pers. octoploïde ($2n \cong 64$) d'après Sokolovskaya & Strelkova (1962), l'*O. sulphurea*, endémique de l'Altaï et hexaploïde ($2n = 48$, matériel de jardin botanique, Ledingham, 1960), l'*O. maydelliana* des régions arctiques de l'est de la Sibérie, de l'ouest du Canada et de l'Alaska trouvé 12-ploïde ($2n = 96$) aussi bien sur des populations russes (Zhukova, 1966 et Sokolovskaya, 1968) que sur des plantes d'Alaska (Holmen, 1962; Johnson & Packer, 1968 et Knaben, 1968). Enfin l'*O. schischkinii*, centro-sibérien, est également 12-ploïde d'après Ledingham & Rever (1963). Quant aux résultats publiés sur le matériel américain, nous noterons les valences hexaploïdes trouvées chez l'*O. terrae-novae* (O. Hedberg, 1967) et chez l'*O. monticola* (Ledingham & Fahselt, 1964). Plusieurs numérations récentes concernant des espèces affines de l'*O. monticola* rapportent $2n = 60$ chromosomes (Johnson & Packer, 1968) et $2n = 36$ pour l'*O. gracilis* ainsi que $2n = 32$ pour l'*O. jordanii* (Knaben, l.c.).

De toutes ces données, nous retiendrons qu'en Asie la valence la plus basse a été trouvée chez une espèce orophile (*O. sulphurea*) et qu'elle est hexaploïde comme chez l'*O. campestris*. Les trois autres espèces, planitiales et nordiques, sont plus fortement polyploïdes. Tout porte à croire que le nombre zygotique $2n = 48$ est déjà ancien et a engendré par polyploïdie "secondaire" le nombre $2n = 96$. Le nombre $2n = 64$ pourrait être issu d'un croisement entre espèces à 96 et à 48. En Amérique du Nord, la différenciation morphologique et la variation cytologique sont concomitantes comme le montrent les nombres $2n = 32, 36, 48, 60$ trouvés dans le cercle d'espèces de l'*O. monticola*. Ces résultats semblent donner raison à Merxmüller, dont l'opinion est rapportée par Meusel (l.c.), et selon laquelle ce taxon ne serait pas très proche systématiquement du groupe de l'*O. campestris*.

Oxytropis foucaudii Gillot – **Oxytropis halleri** Bunge

Si l'on adopte la division du genre *Oxytropis* telle qu'elle est proposée par Fedchenko & Vassil'chenko (in Komarov, 1948) dans la flore d'U.R.S.S., les deux espèces appartiennent à la section *Orobis* (Bunge) Ascherson & Graebner groupant les espèces acaulescentes ou subacaulescentes, à stipules adnées au pétiole par leur base, à gousse semi-biloculaire à biloculaire par développement d'un septum ventral et parfois aussi d'un septum dorsal. La même section réunit encore les *O. lazica* Boiss., *O. campestris* (L.) DC. et *O. uralensis* (L.) DC., espèces dont il sera aussi question ici.

O. foucaudii Gillot, Ann. Soc. Sci. Charente-Inférieure 31: 47-52. 1894.

E., Hu., Nord d'Ordesa, Clavijas Salaron, 2000-2180 m (leg. P. Montserrat, JCP 6399), $2n = 16$.

E., Hu., Collado de Bujaruelo, env. 1700 m (leg. P. Montserrat, JCP 6525), $2n = 16$.

E., Hu., Puerto de Boucharo, 2000 m (70-85), $2n = 16$.

E., Hu., versant sud-est du Turbon, 2450 m (NEU K02125), $2n = 16$.

Peu d'espèces pyrénéennes ont connu une histoire aussi tourmentée que celle de l'*O. foucaudii*. Décrit par Gillot en 1894 sur la base d'une plante récoltée par Foucaud au Pic d'Anie (Basses-Pyrénées), il semble d'emblée avoir été mal compris. Dans la diagnose française, l'auteur d'Autun met pourtant en évidence la plupart des caractères importants et originaux de la sippe d'Anie soit: les "pédoncules pauciflores ... gousses recouvertes de longs poils blancs mélangés de poils noirs, ... canaliculées seulement sur la suture inférieure, qui est repliée à l'intérieur et forme une demi cloison, simplement sillonnées sur la suture supérieure, aptère intérieurement". Les indications géographiques qui suivent comprennent les stations suivantes: "Basses-Pyrénées: Pic d'Anie (*J. Foucaud*). — Hautes-Pyrénées: Gavarnie, Saradets (*Bordère*). — Pyrénées-Orientales: Val d'Eyne, Cambre d'Aze près Mont-Louis (*Pellat, Bonnier, A. Guillon*)."

Cherchant à établir les affinités de l'espèce qu'il décrit, Gillot précise qu'elle occupe une position intermédiaire entre l'*O. halleri*, avec lequel elle avait été confondue jusque là, et l'*O. campestris*. Cependant, il ne peut pas considérer comme hybride la plante du Pic d'Anie, car les parents présumés sont absents des localités où elle se rencontre. De plus, la constance des caractères et la fertilité apparente des échantillons récoltés par Foucaud l'induisent à penser qu'il s'agit d'une espèce distincte. Gillot rapproche encore l'espèce pyrénéenne de l'*O. lazica* Boiss. avec lequel elle partage la structure de la gousse. En effet, chez les deux espèces ainsi que chez l'*O. campestris*, la fausse cloison est formée d'une seule crête, élevée sur la structure placentaire (fig. 49c, d).

A la suite du travail de Gillot, Malinvaud (1895) reprend et commente dans la revue bibliographique du "Bulletin de la société botanique de France" la diagnose latine de l'*O. foucaudii*. Malheureusement celle-ci est beaucoup plus sommaire et moins précise que le texte français. Elle omet en particulier un détail important concernant la pubescence des gousses (recouvertes de longs poils blancs mélangés de poils noirs plus courts). De plus l'indication "leguminibus ... intus semi-bilocularibus" nous paraît insuffisante pour donner une idée exacte de la nature de la fausse cloison. Cependant grâce à sa diffusion dans un périodique considéré, c'est à la diagnose latine que se référeront les botanistes qui après Gillot auront à déterminer les *Oxytropis* pyrénéens à fleurs bleu violacé. Nous voyons là la cause première de la confusion taxonomique qui s'ensuit et dont nous donnons quelques exemples ci-dessous.

- Gautier (1897-1898) dans son "Catalogue raisonné de la flore des Pyrénées-Orientales" subordonne le taxon de Gillot à titre de variété à l'*O. halleri*, avec quelques réserves cependant puisqu'il fait suivre l'épithète *foucaudii* d'un point d'interrogation [*O. Halleri* Bunge var. *Foucaudi*? (Gillot)]. Les précisions géographiques qu'il donne comprennent la Vallée d'Eyne et le Cambre d'Aze et sont manifestement empruntées à Gillot.

- Dans la Flore de France (1899, vol. 5: 190-191), Rouy défend une position différente puisqu'il rapporte l'espèce de Gillot comme forme occidentale à l'*Astragalus lazicus* (Boiss.) Rouy. En note infrapaginale, il reprend l'hypothèse de Gillot concernant l'origine hybridogène de l'*O. foucaudii* et indique "cet *Astragalus* (sous-entendu *O. foucaudii*) paraît présenter beaucoup des caractères de l'*X A. hybridus* Rouy [= *A. campestris* × *variabilis* = *Oxytropis hybrida* Bruegg. = *O. campestris* × *Halleri*] ... et qui a d'ailleurs été obtenu aussi par la culture".
- Coste (1900-1901) pour sa part met en synonymie les *O. lazica* et *O. foucaudii*.
- En 1949, Gaussen & Leredde dans leur analyse des endémiques pyrénéo-cantabriques notent à propos de l'*O. foucaudii* "serait une forme d'une plante du Lazistan. Ne serait-ce pas une convergence?". Quelques années plus tard les mêmes auteurs (1966) écrivent au sujet de l'*O. halleri* "n'existe pas aux Pyrénées". Entre-temps, Gaussen & Le Brun (1964) avaient encore précisé "Il est probable que ce binôme (*O. lazica*) et celui de l'*O. foucaudii* s'appliquent à une seule et même espèce – dont l'aire s'étendrait du pic d'Anie au Turbon et aux Cambres d'Aze –, très différente de l'*O. Halleri* Bunge des Alpes de la Savoie, du Dauphiné et du Valais". Nous voyons dans cette dernière remarque l'autre facteur qui a contribué à faire mal comprendre l'espèce de Gillot. Selon toute évidence, les botanistes français ayant herborisé dans les Pyrénées ont comparé les *Oxytropis* qu'ils récoltaient aux plantes des Alpes françaises. Ils concluaient inévitablement que les taxons pyrénéen et alpien n'étaient pas identiques. En cela, ils avaient parfaitement raison. En effet, nous montrerons dans le chapitre suivant que l'*O. halleri* du Queyras et des Alpes de la Savoie appartient au subsp. *velutina* bien différent des deux taxons pyrénéens. Il n'est donc pas surprenant que la lumière dans ce délicat problème ait été apportée par des botanistes étrangers à la France et dont les éléments de comparaison comprenaient aussi la sippe des Alpes septentrionales et orientales de l'*O. halleri*.

C'est à Leins & Merxmüller (1966) en effet que revient le mérite d'avoir établi d'une manière très péremptoire les affinités exactes de l'*O. foucaudii*. Dans leur travail, les deux auteurs allemands mettent en évidence un des plus importants caractères de l'*O. foucaudii* qui semble avoir échappé à leurs prédécesseurs, à savoir la forme des stipules. Ces dernières sont non seulement adnées au pétiole, mais enveloppent complètement les axes des inflorescences et les feuilles plus jeunes et se soudent entre elles par leur bord distal simulant ainsi un cornet (fig. 47e). Dans le groupe de l'*O. halleri* en revanche, les stipules adnées au pétiole sur une plus grande distance sont libres par leur marge distale ou tout au plus soudées sur $\frac{1}{8}$ de leur hauteur. La confrontation des stipules de l'*O. foucaudii*, identiques à celles de l'*O. campestris* (L.) DC. a conduit Leins & Merxmüller à placer les deux taxons dans un même groupe dont toutes les espèces offrent par ailleurs la même structure de la gousse (demi-cloison interne formée d'un seul septum ventral, complètement dépourvue de crête dorsale). D'après les auteurs précités, l'espèce la plus affine de l'*O. foucaudii* est une plante balkanique, *O. urumovii* Jav. ex Urum., dont la morphologie et les caractères de pubescence des légumes sont tout à fait conformes à ceux de l'endémique pyrénéen. La forme des stipules est aussi très voisine chez les deux espèces, quoique celles-ci soient soudées sur une plus petite distance dans le taxon

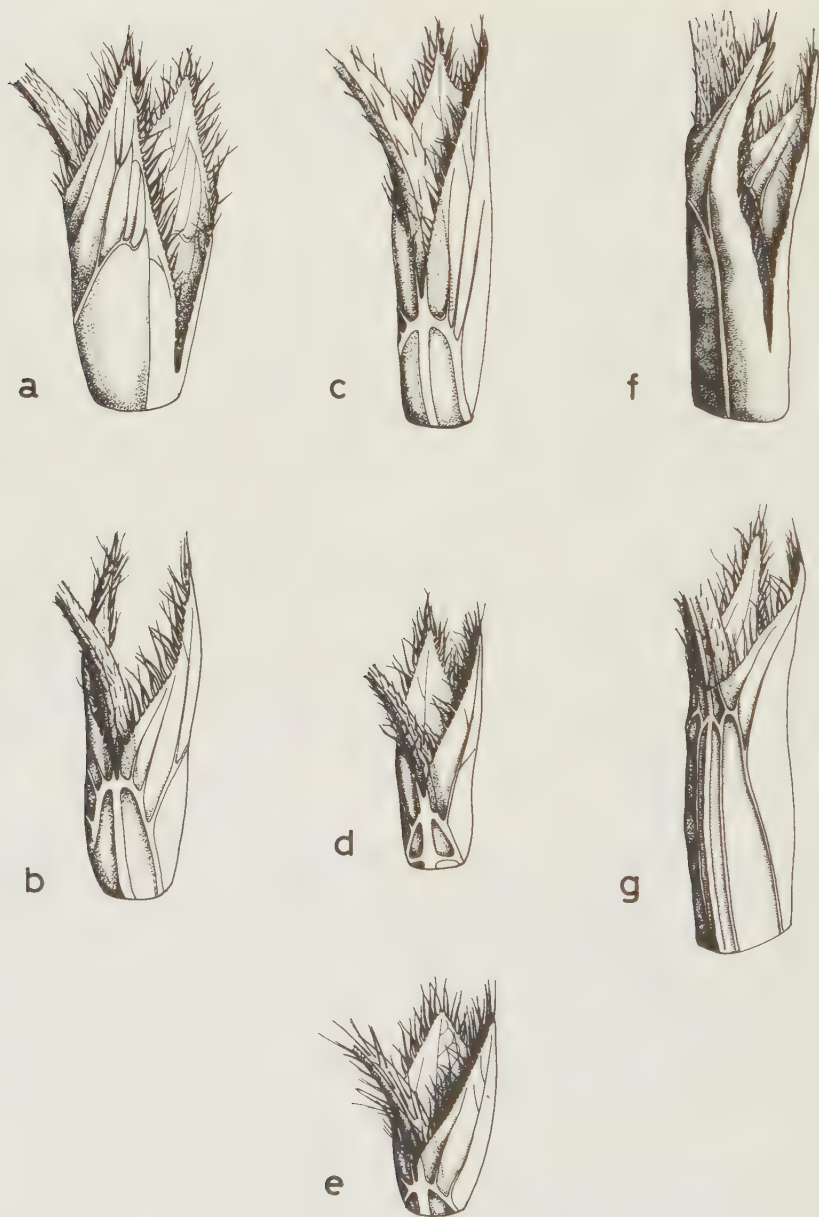


Fig. 47. — Stipules des *Oxytropis halleri* subsp. *halleri* (a, b), *O. campestris* (c) [population de Castanesa, K02119], *O. campestris* (d) [population du Puig d'Alp, K02120], *O. foucaudii* (e) et *O. lazica* (f, g).

des Balkans, qui se distingue en outre par la couleur jaune pâle de ses fleurs, plus petites, à étendard plus étroit (4 à 6 mm). Une deuxième espèce a aussi souvent été rapprochée de l'*O. foucaudii*, à savoir l'*O. lazica* Boiss., endémique du sud-ouest de la Géorgie, que Boissier avait décrit d'après des échantillons récoltés par Balansa dans le Lazistan. Les exemplaires de Balansa que nous avons vus dans la collection générale du Conservatoire botanique de Genève et que l'on peut considérer comme des isotypes [Balansa, Plantes d'Orient, 1866; sous n° 1399 *Oxytropis halleri* Bunge, var.? (Boiss.); région alpine du Lazistan au-dessus de Djimil, vers 2600 m d'altitude; juillet, août; (G)] partagent bien avec l'*O. foucaudii* la structure de la gousse, l'infrutescence en tête ombelliforme ou en grappe courte pauciflore (4 à 10), les fruits à pubescence mixte assez prononcée, couverts de poils blancs relativement longs (0.8 à 2 mm) et de poils noirs, courts (0.3 à 0.4 mm), et enfin la couleur bleu violacé des fleurs. En revanche, il s'en distingue par son port plus robuste et la conformation de ses stipules qui rappellent beaucoup celles de l'*O. halleri*. Elles sont adnées au pétiole sur les $\frac{3}{4}$ environ de leur hauteur alors qu'elles sont à peine soudées entre elles par leur bord distal (sur $\frac{1}{10}$ à $\frac{1}{3}$ de leur hauteur [fig. 47f, g]. Ainsi, suivant que l'on donnera la primauté à l'un ou à l'autre des critères, stipules ou légumes, l'*O. lazica* s'inscrira dans deux groupes distincts, respectivement dans celui de l'*O. halleri* ou celui de l'*O. campestris*.

Notre propre expérience du complexe *O. foucaudii*-*O. halleri* comprend deux étapes. Au cours de nos premières excursions dans les Pyrénées, les seuls échantillons que nous ayons récoltés le furent dans les Pyrénées orientales où ils sont particulièrement fréquents dans les pelouses alpines sur sol carbonaté que Braun-Blanquet (1948) a groupées sous le nom d'Elyneto-Oxytropidetum foucaudii. Le nom même de l'association, le fait que Gillot cite l'*O. foucaudii* au Cambredase et dans la Vallée d'Eyne, stations que nous avons visitées, nous avait engagé à rapporter nos exsiccata à l'*O. foucaudii*. C'est sous ce binôme qu'en collaboration avec Favarger (Favarger & Küpfer, 1968) nous avons publié le nombre chromosomique $2n = 32$ pour une population de la Vallée d'Eyne. Notre jugement n'a été ébranlé qu'au moment où nous avons récolté au Turbon (prov. de Huesca), un *Oxytropis* dont les fleurs plus pâles, le pubescence plus marquée dans toutes ses parties, le port plus trapu contrastaient avec les caractères de la sippe des Pyrénées orientales. De plus, la culture à Neuchâtel de cette plante s'est révélée très délicate. Alors que dans les mêmes conditions le taxon des Pyrénées orientales a fleuri abondamment, les plantes du Turbon ont végété sans se développer normalement, produisant à une seule occasion une petite inflorescence. Ces difficultés de culture sont généralement révélatrices d'une valence chromosomique basse. Par la suite nous avons encore récolté des plantes identiques au Port de Boucharo (= Port de Gavarnie = Collado de Bujaruelo) alors que M. P. Montserrat nous faisait très aimablement parvenir des graines de deux stations aragonaises portant ainsi à quatre les populations étudiées au point de vue cytologique.

Nos résultats caryologiques montrent que le taxon des Pyrénées aragonaises offre dans toutes ses stations $2n = 16$ chromosomes. Il est donc diploïde contrairement à la sippe des Pyrénées orientales. Le caryotype, peu différencié, est constitué de six paires de chromosomes longs de 4 à 6μ , à constriction submédiane ou située dans la région médiane et de deux paires plus courtes (3 à 4μ) à constriction (presque) médiane. Une des paires de petits chromosomes montre un centromère large et fragile, les deux segments étant fréquemment séparés (fig. 46c). Ce détail a été vérifié dans les 4 populations, chaque fois sur des mitoses du méristème

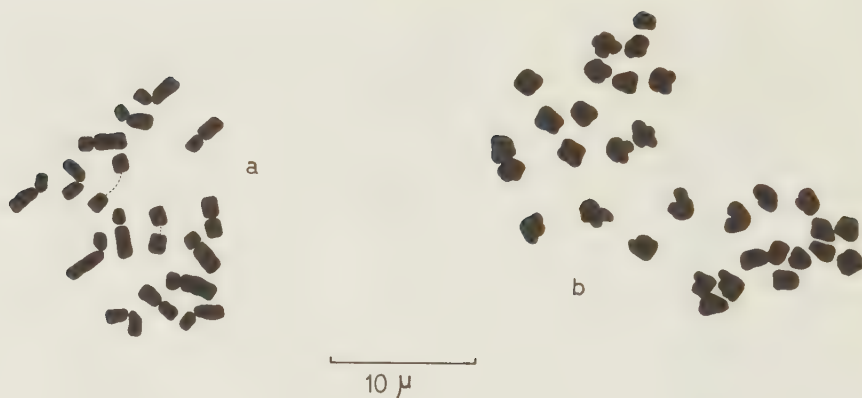


Fig. 48. — a, *Oxytropis foucaudii*, mitose de racine (Puerto de Boucharo, 70-85). b, *Oxytropis halleri* subsp. *halleri*, anaphase I (Cambredase, K02128).

radiculaire, aussi bien sur des racines ayant subi un prétraitement à l' α -monobromonaphtalène que sur des racines non traitées.

Les données cytologiques et nos observations sur des plantes en culture nous ont incité à entreprendre l'étude morphologique comparée des sippes centre et est-pyrénéenne en utilisant comme référence la diagnose française de Gillot. Très tôt, nous avons été convaincu que les deux populations n'étaient pas conspécifiques, mais que la plus orientale appartenait à l'*O. halleri* subsp. *halleri* et que la deuxième, centro-pyrénéenne, s'identifiait à l'*O. foucaudii*. Les différences morphologiques les plus importantes que nous avons relevées entre les deux espèces laissent apparaître que la description originale de l'*O. foucaudii* (dans sa version française) coïncide parfaitement avec la plante du Pic d'Anie, sauf peut-être sur deux détails. La couleur des fleurs définie par Gillot comme étant "purpurine" est en fait bleu violacé pâle, alors que la carène dite "à sommet obtus et non apiculé" est pourvue d'un apicule, bien qu'assez court. En revanche, Gillot s'est trompé lorsque, comparant les échantillons du Port de Gavarnie (H.-P.), des Sarradets (H.-P.), de la Vallée d'Eyne (P.-O.) et du Cambredase (P.-O.), il écrit "dans tous ces spécimens, qui sont absolument identiques, les gousses sont monoloculaires, à cloison incomplète par l'absence de prolongement interne de la suture supérieure ou dorsale".¹ Nos propres exemplaires récoltés dans les mêmes stations des Pyrénées-Orientales montrent très clairement que la fausse cloison est formée de deux crêtes, l'une placentaire, l'autre dorsale (fig. 49b). Il faut cependant reconnaître qu'ici la crête dorsale est moins développée que la crête ventrale et ainsi a pu échapper à une observation un peu rapide.²

¹ A moins que les deux espèces ne vivent côte à côte dans les Pyrénées-Orientales, ce qui nous paraît peu probable compte tenu des exsiccata que nous avons vus.

² Dans le subsp. *velutina* des Alpes, les deux demi-cloisons ont la même dimension (fig. 49a).



Fig. 49. — Structure interne de la gousse des *Oxytropis halleri* subsp. *velutina* (a), *O. halleri* subsp. *halleri* (b), *O. foucaudii* (c) et *O. lazica* (d).

Cherchant à mettre à profit nos observations morphologiques, nous avons tenté de dresser la carte de distribution de l'*O. foucaudii* en utilisant les matériaux conservés en herbier. A cette fin, nous avons revu les exsiccata intercalés sous les binômes *O. foucaudii*, *O. halleri*, *O. lazica* et *O. uralensis* dans les collections des Conservatoires ou Instituts de botaniques suivants: Genève (G), Jaca (JCP), Madrid (MA, MAF), Montpellier (MPU), Toulouse, (TLF), Neuchâtel (NEU). Une forte proportion (la moitié au moins) des identifications étaient erronées. Parmi les échantillons provenant des Pyrénées orientales, nous n'en avons vu aucun qui rappelle de près ou de loin l'*O. foucaudii*. Ce taxon paraît ainsi manquer dans cette partie de la chaîne où pourtant toutes les flores l'indiquent. Il y est remplacé par l'*O. halleri* subsp. *halleri* que nous avons observé du Pic de Costabonne (P.-O.) à la région d'Espot [E., Le., Espot, La Mosquera, in pratis alpinis et in rupestribus, 2300 m, 14.7.1934, W. Rothmaler 67725 (MA)] en passant par les montagnes ariégeoises et l'Andorre. Des recherches plus exhaustives permettront peut-être de découvrir des stations plus occidentales de l'*O. halleri*, mais jusqu'à plus ample informé nous le considérons comme faisant défaut dans les Pyrénées centrales où pourtant certaines difficultés de détermination peuvent surgir par suite de la présence d'une forme à fleurs bleu violacé de l'*O. campestris* (cf. p. 230). Cette forme, qui rappelle à certains égards l'*O. campestris* subsp. *tirolensis* (Sieber ex Fritsch) Leins & Merxm., se distingue aisément de l'*O. foucaudii* par sa pubescence moins forte et ses gousses couvertes de poils tous très courts. Elle diffère aussi du groupe de l'*O. halleri* par la forme de ses stipules, constituant une sorte de manchon autour de la base des hampes florales et des pétioles (fig. 47c). Quoi qu'il en soit, mis à part cette forme un peu ambiguë de l'*O. campestris*, le seul autre représentant de la section *Orobia* (Bunge) Ascherson & Graebner dans le centre des Pyrénées est de l'*O. foucaudii*. Son aire couvre le versant aragonais, où sa station la plus orientale se situe au Turbon (Hu., à 30 km au sud-ouest de la Maladetta), débordant sur le versant français au niveau des Hautes-Pyrénées et se prolonge à l'ouest jusque dans la Vallée de Roncal. Dans la chaîne cantabrique enfin, les récoltes de Losa & Montserrat (1952), de Rodriguez Suárez & Laínz (in Laínz, 1960), de Laínz (1962), de Rivas-Martínez & al. (1971) ont toutes été rapportées à l'origine à l'*O. halleri*. Récemment, Laínz (1973) a cependant admis, sur la base de la structure interne du légume, que les échantillons cantabriques appartenaient à l'*O. foucaudii*.

Au point de vue écologique enfin, l'*O. foucaudii* croît entre 1500 et 2600 m, sur calcaire, dans les pelouses à *Elyna*. Au Turbon parmi les compagnes de l'*O. foucaudii*, nous avons remarqué les *Festuca scoparia*, *Arenaria tetraquetra* subsp. *tetraquetra*, *Aethionema monospermum* subsp. *ovalifolium*, *Helictotrichon montanum*, *Paronychia kapela* subsp. *serpyllifolia*, *Brassica repanda*.

En définitive, la carte de distribution des *O. halleri* et *O. foucaudii* (fig. 50) fait apparaître que dans les Pyrénées les deux taxons s'excluent de leurs territoires respectifs. En contradiction avec nos conclusions précédentes (Favarger & Küpfer, 1968), force nous est de considérer l'*O. foucaudii* comme un endémique centro-pyrénéen-cantabrique. Il entre dans le cercle d'espèces comprenant l'*O. campestris* (hexaploïde dans le domaine pyrénéo-alpin) où il occupe une place particulière grâce à son statut diploïde. En revanche, ses affinités avec les *O. halleri* et *O. lazica* sont plus ténues qu'on ne le supposait jusqu'ici.

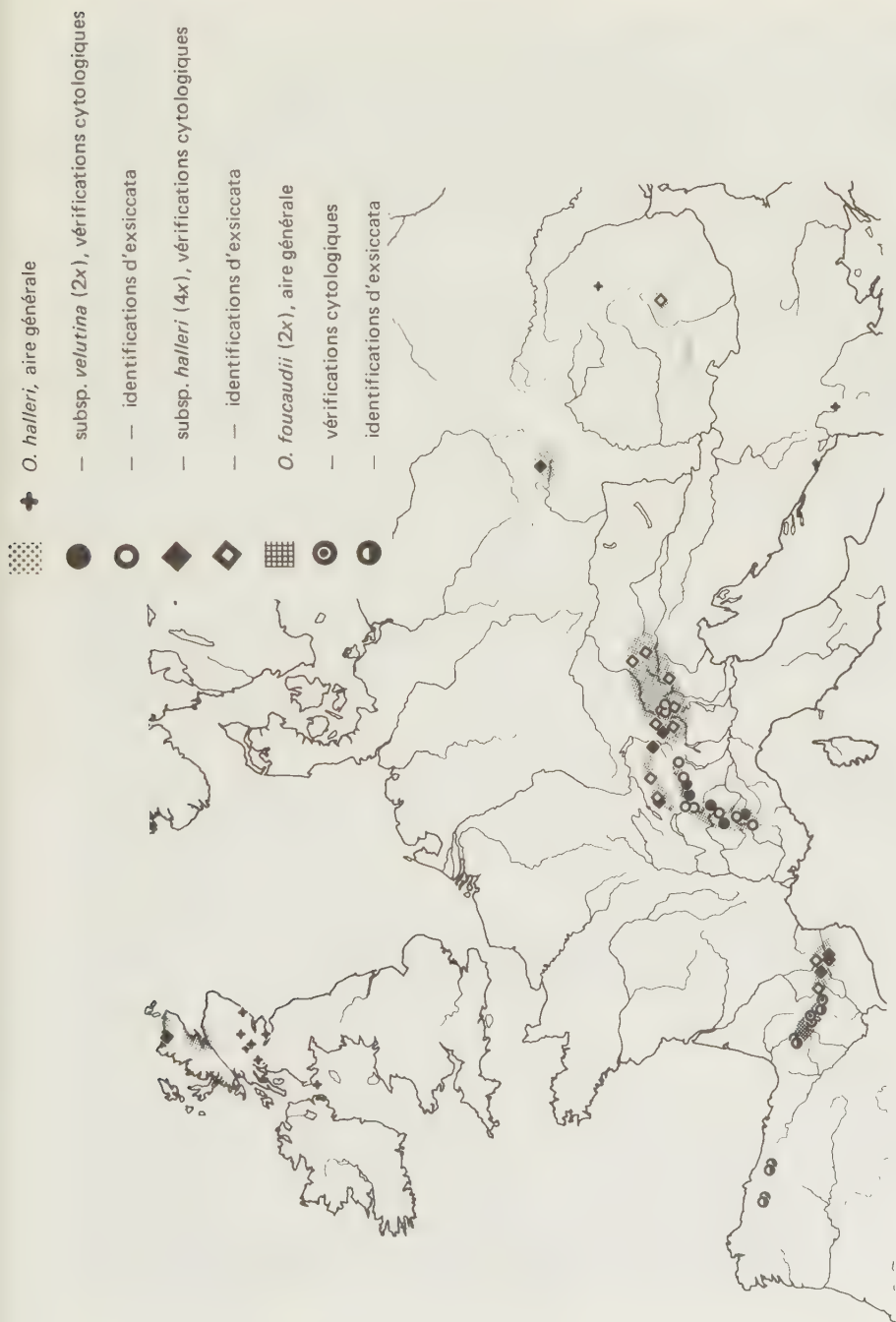


Fig. 50. — Carte de distribution des *Oxytropis halleri* Bunge et *O. foucaudii* Gillot.

Description de l'O. foucaudii

Plante vivace, velue-soyeuse, acaule; souche peu divisée, à divisions très courtes, épaisses, couvertes de restes foliaires (pétioles et stipules) desséchés, émettant 1 à 2 hampe florales scapiformes, hautes de 1 à 4 cm s'allongeant après l'anthèse pour atteindre 4 à 8 cm à maturité, hispides, à poils longs étalés, parfois entremêlés de poils plus courts, sétiformes, dressés-apprimés, blancs, brunâtres ou noirs (au moins les supérieurs). Feuilles à (10-)13 à 16 paires de folioles, rapprochées, tangeantes, ovales-elliptiques à lancéolées [5.5 à 8 x 2.5 à 4 mm], velues-soyeuses sur les deux pages, terminées par un pinceau de poils longs de 1 à 1.8 mm; pétioles et rachis hérissés de longs poils (1.5 à 3 mm); stipules (fig. 47e) adnées au pétiole sur $\frac{1}{6}$ à $\frac{1}{4}$ de leur hauteur et soudées entre elles par leur marge distale sur $(\frac{1}{3}-)\frac{1}{2}$ à $\frac{3}{4}$ de leur hauteur, ciliées et couvertes de longs poils soyeux, entièrement scarieuses ou à dents herbacées. Inflorescences pauciflores, 4- à 7-flores; bractées herbacées, un peu plus courtes que le calice ou égalant ce dernier, relativement larges (2.5 à 4 mm, au moins les inférieures); fleurs dressées-étalées; calice tubuleux (8 à 10 mm) se fendant à maturité, velu, à dents aiguës (3 à 5 mm); pétales à limbe bleu violacé pâle, devenant plus foncé après l'anthèse; étendard (14 à 16 x 6 à 7 mm) tronqué-échancré au sommet, muni le plus souvent d'une très petite dent au centre de l'échancrure; carène à apicule très court (0.3 à 0.4 mm). Gousses (2-)3 à 4(-5), dressées, dépourvues de carpophore, oblongues [15 à 20(-25) mm], brun violacé à maturité, velues à pubescence mixte formée de poils brun-noir, courts (0.3 à 0.4 mm) et blancs, longs (1.5 à 2.2 mm), canaliculées sur la suture ventrale (placentaire); fausse cloison élevée sur le bord placentaire du carpelle; paroi dorsale (sous la nervure médiane) de la loge carpellaire dépourvue de crête, lisse (fig. 49c). Graines brunes, mates (1.6 à 2.2 mm de diamètre).

O. halleri Bunge ex Koch, Syn. Fl. Germ., ed. 2: 200. 1843.

= *Astragalus variabilis* Rouy, Fl. Fr. 5: 189. 1899; *O. uralensis* (L.) DC. var. *sericea* DC., Prodr. 2: 276. 1825; *A. sericeus* Lam., Fl. Fr. 2: 645. 1778.

subsp. *halleri*

F., P.-O., crête ouest du Cambredase, 2650 m (NEU K02128), $2n = 32$.

E., Ge., Puigmal, Col de Caralps, 2480 m (NEU K02131), $2n = 32$.

AND., Pic de Casamanya, versant sud-est, 2450 m (NEU K02120), $2n = 32$.

CH., St-Gall, Alvier (leg. H. Seitter, 73-1100), $2n = 32$.

subsp. *velutina*

I., prov. d'Aosta, aval de Cogne, 1200 m (leg. J. bot. Lausanne, NEU K02127, $2n = 16$).

I., Alpes du Piémont (leg. J. bot. Lautaret, 71-1334), $2n = 16$.

Les données caryologiques concernant l'*O. halleri* sont déjà nombreuses grâce notamment aux publications de Favarger (1962b, 1965a) qui le premier a décelé de la polyploidie intraspécifique dans ce taxon. Ses numérations concernent quelque douze stations disséminées dans les Alpes, les Tatra et l'Ecosse. Avant Favarger, seul Tschchow (1930) avait étudié l'*O. halleri* au point de vue cytologique, déterminant

$2n = 16$ chromosomes sur du matériel de jardin botanique. Récemment, Richards (in Löve, 1969) a confirmé la valence tétraploïde des plantes de l'Ecosse. A ces résultats cytologiques, nous pouvons encore adjoindre le nombre $2n = 32$ déterminé sur une plante de la Vallée d'Eyne que nous avons attribué à tort à l'*O. foucaudii* dans une publication précédente (Favarger & Küpfer, 1968). Lors de la méiose du tétraploïde (fig. 48b), étudiée sur le matériel du Cambredase, les chromosomes s'organisent en 16 bivalents. Jamais nous n'avons observé d'appariements de plus de deux chromosomes. Cherchant à établir les statuts taxonomiques respectifs des sippes diploïde et tétraploïde, Favarger (l.c.) a identifié les plantes diploïdes avec le var. *villosa-sericea* (Shuttlew.) Becherer, synonyme du subsp. *velutina* (Sieber) O. Schwarz et rapporté les individus tétraploïdes au var. *appresso-sericea* (Shuttlew.) Becherer coïncidant à la sous-espèce typique de l'*O. halleri* si l'on adopte la nomenclature de Schwarz. D'après Gams (in Hegi, 4/3: 1449. 1924), c'est Albert von Haller qui en 1739 a décrit le premier l'*O. halleri*, le définissant par "*Astragalus Alpinus totus sericeus foliis ex ellipsis acuminatis*". Les plantes auxquelles se référait Haller provenaient de la chaîne du Stockhorn (Préalpes bernoises) où seule la sippe tétraploïde a été rencontrée jusqu'ici. Par la suite, Bunge (ex Koch, Syn. Fl. Germ. ed. 2: 200, 1843) appliquant les règles de la nomenclature binominale choisira l'épithète *halleri* en hommage à l'auteur suisse. Dès lors, il nous paraît tout à fait justifié de rapporter le type de l'espèce à la race tétraploïde des Préalpes suisses dont nous donnerons la répartition complète ci-dessous.

Le matériel que nous avons réuni en culture comparée et les observations réalisées "in situ" nous ont permis de confirmer l'opinion de Favarger, à savoir l'appartenance des taxons diploïde et tétraploïde respectivement aux subsp. *velutina* et subsp. *halleri*. Parmi les différences morphologiques que nous avons relevées dans les descriptions énoncées ci-dessous, nous retiendrons la robustesse du subsp. *velutina*, caractère assez étonnant pour un diploïde, la couleur plus pâle de ses fleurs, maculées de jaune sur l'étendard, conférant à certains individus une teinte verdâtre, les inflorescences ovoïdes et non pas capituliformes et enfin la pubescence plus marquée, formée de poils plus longs. Très souvent ces critères nous ont paru suffisamment déterminants pour nous permettre d'identifier les deux sippes sur du matériel sec ou frais sans avoir recours à l'analyse cytologique. Les résultats que nous avons obtenus grâce aux exsiccata conservés à Genève (G), Toulouse (TLF, TLJ), Neuchâtel (NEU) et obligeamment mis à notre disposition ont été portés sur la figure 50. Celle-ci montre que les deux taxons diploïde et tétraploïde ne s'excluent pas complètement de leur territoire respectif. L'aire principale de la sippe diploïde s'étend des Alpes cottiennes aux Alpes graies, pennines et lépontines. Une aire secondaire s'observe dans le Haut Vintschgau. Les tétraploïdes occupent en revanche une aire plus septentrionale et, dans les Alpes tout au moins, plus orientale. Elle couvre les Préalpes suisses et se retrouve dans la partie orientale de la chaîne, des Alpes grisonnes aux Niedere Tauern. De plus, elle offre des irradiations dans le tiers oriental des Pyrénées, en Ecosse et dans les Carpathes. Le subsp. *velutina*, que l'on peut considérer jusqu'à plus ample informé comme endémique alpin,¹ paraît inféodé au substrat calcaire dans les vallées sèches. En effet, le Queyras, la Vallée d'Aoste, le Valais central et la partie supérieure du Vintschgau sont de toute la chaîne des Alpes les régions où les précipitations annuelles sont les moins

¹Gautier (l.c.) signale le subsp. *velutina* dans la vallée de Prats-Balaguer (P.-O.), ce qui nous paraît très improbable.

abondantes, de l'ordre de 450 à 600 mm. Les conditions écologiques optimales pour cette sous-espèce semblent réalisées à des altitudes relativement basses, comprises entre 400 et 1700 m. Les groupements qui l'hébergent sont des pelouses sèches dont les différents faciès sont réunis, pour la partie occidentale de la chaîne, dans le Stipeto-Poion carniolicae, alliance remplacée plus à l'est par le Stipeto-Poion xerophilae, mais dont les exigences thermiques et pluviométriques sont sensiblement identiques. Braun-Blanquet (1961) place d'ailleurs le subsp. *velutina* dans la liste des espèces caractéristiques du Stipeto-Poion carniolicae. Le groupement auquel la sippe diploïde participe avec la plus haute fréquence dans le Valais central est l'association à *Silene otites* et *Koeleria vallesiana* où l'on retrouve entre autres *Stipa pennata*, *Astragalus exscapus*, *Pulsatilla halleri*. Le subsp. *velutina* pénètre aussi dans les forêts exposées au sud à *Pinus silvestris* et à strate herbacée très clairsemée. Dans le Vintschgau, il participe à l'association à *Pinus silvestris* et à *Astragalus vesicarius* subsp. *venostanus* (Braun-Blanquet, l.c.) qui colonise les versants orientés au sud-est à des altitudes variant entre 1000 et 1200 m. Le taxon diploïde n'est cependant pas complètement exclu des altitudes plus élevées, 2000 m ou plus, mais il s'intègre toujours à des groupements calcicoles dont la composition floristique trahit un caractère xérophile et héliophile plus ou moins accusé. Dans le Valais par exemple, alors que sur la rive droite du Rhône ses stations s'observent entre 460 et 600 m, sur la rive gauche il monte à plus de 2000 m et atteint même quelque 2280 m entre l'Unter- et l'Oberrothorn (Becherer, 1956). Notons cependant que dans cette partie de son aire il n'a pas à souffrir de la concurrence de la sippe tétraploïde qui a un caractère orophile plus marqué. Dans la Vintschgau et la Vallée de Münster, le subsp. *velutina* ne s'élève que rarement au-dessus de 1200 m, altitude au-dessus de laquelle il est remplacé par le type tétraploïde de l'espèce. Calcicole¹ comme son correspondant diploïde, le subsp. *halleri* (4x) trouve son optimum dans les pelouses alpines à *Elyna myosuroides* dont il est une des espèces caractéristiques, tant dans les Alpes (Braun-Blanquet, 1969) que dans les Pyrénées (Braun-Blanquet, 1948).²

Au point de vue morphologique, l'aire très disjointe de la race tétraploïde ne semble pas avoir entraîné la formation d'endémiques locales bien caractérisées. Les échantillons que nous avons eus entre les mains provenant des Pyrénées orientales, d'Ecosse, des Préalpes bernoises et de Transylvanie sont rigoureusement identiques. Signalons tout de même l'*O. sericea* subsp. *korabensis* Kümmerle & Jáv. du Korab albanien dont le statut exact reste à définir d'après Leins & Merxmüller (in Tutin & al., 2: 126, 1968) et qui se distingue par sa gousse à crête dorsale très étroite. Ce caractère se retrouve pourtant à un degré moindre il est vrai, chez le subsp. *halleri* (tétraploïde) où le septum placentaire est toujours plus développé que la crête dorsale (fig. 49b). Quant à l'*O. intricans* Thomas, subordonné par Gremli à titre de variété à l'*O. halleri*, il n'est qu'une forme presque glabre, sporadique et par

¹Gautier (l.c.) définit curieusement l'écologie de l'*O. halleri* dans les Pyrénées-Orientales par "pâturages siliceux" alors que cette espèce n'est qu'exceptionnellement transgressive sur sol acide.

²Notons à ce propos que Braun-Blanquet (1948) dans son travail sur la végétation alpine des Pyrénées orientales définit une association à *Elyna* et *Oxytropis* qu'il nomme Elyneto-Oxytropidetum foucaudii. Comme seul l'*O. halleri* se rencontre dans ce groupement (au moins dans cette partie de la chaîne), il conviendra à l'avenir d'appeler ce groupement Elyneto-Oxytropidetum halleri.

conséquent sans signification phytogéographique, du type de l'espèce et a été observé dans les Préalpes suisses, les Grisons et les Carpathes.

Au point de vue systématique, l'*O. halleri*, par sa gousse biloculaire, occupe une place particulière au sein des espèces européennes à côté de l'*O. uralensis* (L.) DC. avec lequel il a d'ailleurs souvent été confondu. Force est de reconnaître que l'endémique de l'Oural, qui se distingue de l'*O. halleri* par ses stipules étroites, adnées au pétiole sur $\frac{1}{5}$ à $\frac{1}{3}$ au plus de leur hauteur, offre des caractères intermédiaires entre les sous-espèces *halleri* et *velutina*. De la première, l'*O. uralensis* a la pubescence courte des folioles, la couleur purpurine des fleurs et les inflorescences en tête capituliforme. En revanche, par son port robuste, sa souche peu divisée, ses gousses à septum dorsal aussi large ou plus large que la crête placentaire, il se rapproche du subsp. *velutina*. Les affinités de l'*O. halleri* seront peut-être à rechercher du côté des espèces asiatiques (la flore de l'U.R.S.S. compte quelque 276 *Oxytropis* d'après Fedchenko & Vassil'chenko [in Komarov, l.c.] telles les *O. strobilacea* Bunge, *O. argentea* [Pall.] Pers. ou *O. schischkinii* Vass.).

Description de l'O. halleri subsp. halleri

Plante velue argentée, acaule; souche divisée à divisions courtes (1 à 6 cm), épaisses, couvertes de restes foliaires desséchés, émettant 1 à 3 hampes florales scapiformes, hirsutes, à poils courts, dressés-apprimés, plus nombreux que les poils longs étalés, hautes de 3 à 8(-12) cm, s'allongeant un peu après la floraison. Feuilles à 8-13 paires de folioles généralement non tangentés, ovales-elliptiques à lancéolées [6 à 16(-20) × 2 à 4(-6) mm], vert argenté à pubescence un peu plus prononcée à la page inférieure et formée de poils relativement courts (0.4 à 1.5 mm); pétioles et rachis couverts de poils en majorité dressés-apprimés et hérissés de rares poils plus longs; stipules adnées au pétiole sur $\frac{1}{3}$ à $\frac{1}{2}$ de leur hauteur, libres par leur autre marge ou à peine soudées à la base (fig. 47a, b), scarieuses, velues sur la page extérieure. Scapes relativement grêles (0.8 à 1.5 mm de diamètre). Inflorescence multiflore, 8 à 16-flore en tête subsphérique souvent plus large que haute [2.2 à 3.5 × 1.8 à 2.8 cm]; bractées égalant environ le calice, étroites (1 à 3 mm de large); pétales à limbe d'un rouge-lilas violacé vif, virant au bleu violacé après l'anthèse; étendard sans macule jaune, à gorge blanc-rose plus ou moins striée de violet, de 16 à 21 mm de long sur 2 à 8 mm, tronqué à émarginé au sommet; carène à apicule de 0.5 à 2 mm de long. Calice tubuleux [9 à 12 mm] se fendant à maturité, velus, à poils noirs courts, plus nombreux que les poils blancs, longs, à dents courtes (1.5 à 3 mm). Infrutescence en grappe courte (2 à 6 cm). Gousses nombreuses, dressées, sessiles, oblongues [1.5 à 2 cm], brun noirâtre, canaliculées sur les deux sutures mais plus fortement sur la suture ventrale, velues, à pubescence formée presque exclusivement de poils courts, noirs (0.3 à 0.4 mm), entremêlés de rares poils blancs à peine plus longs (0.6 à 0.8 mm); fausse cloison complète formée de deux éléments élevés tant sur le bord placentaire des carpelles que sur la nervure principale (fig. 49b). Graines brun-noir, mates (1.7 à 2.4 mm de diamètre). $n = 16$.

Le subsp. *velutina* diffère du type par les caractères suivants: port plus robuste; pubescence plus prononcée. Souche à divisions moins nombreuses et plus courtes; hampes florales robustes [1.4 à 2(-3) mm de diamètre], atteignant 5 à 15 cm de hauteur, parfois plus, les fructifères 10 à 25 cm ou plus. Feuilles à 11-17 paires de folioles [8 à 20(-24) × 3 à 7(-8) mm], velues blanchâtres, terminées par un pinceau

de poils longs de (1.5 à 2.5 mm). Inflorescence multiflore, 12 à 25(-30)-flore en tête subsphérique généralement moins large que haute (2.5 à 3 × 2.5 à 4.5 cm) s'allongeant après la floraison; pétales à limbe bleu violacé pâle devenant plus foncés après l'anthèse; étendard maculé de jaune, strié de violet de part et d'autre de la gorge blanc sale, de 17 à 23 mm de long sur 6 à 7.5 de large. Calice de 10 à 13 mm à dents plus longues (3 à 4 mm). Carène à apicule court, massif (0.4 à 1 mm). Infrutescence en grappe longue de 4 à 12 cm; gousses oblongues (1.5 à 2.5 cm), dressées droites, plus rarement arquées-divariquées; fausse cloison à crête dorsale aussi développée que la crête placentaire (fig. 49a). $n = 8$.

Veronica bellidioides L., Sp. Pl.: 11. 1753.

- F., H.-P., crête entre le Port de Gavarnie et le Pic Entre les Ports, 2350 m (NEU K01242), $2n = 18$.
 AND., Port d'Envalira, 2400 m (NEU K01232), $2n = 18$.
 F., P.-O., Roc d'Aude, 2300 m (70-1889), $2n = 18$.
 F., P.-O., Cambredase, versant nord, 2250 m (NEU K01255 et NEU K01256), $2n = 18$.
 F., P.-O., crête entre le Coll Mitja et le Pic Redoun, 2400 m (69-432), $2n = 18$.
 E., Hu., Port de Barroza, versant sud, 2530 m (69-1948), $2n = 36$.
 F., H.-P., Pic du Midi de Bigorre, versant sud, 2600 m (NEU K01239), $2n = 36$.
 F., P.-O., sud du Pas de la Cèse, aval de l'étang de Font Nègre, 2200 m (NEU K01254), $2n = 36$.
 F., Ar., Port de Pailhères, pelouse au nord du col, 1800 m (NEU K01252), $2n = 36$.
 F., A.-M., Ht-Boréon, aval du Lac des Sagnes, 2150 m (NEU K01253), $2n = 36$.
 F., H.-A., Ceillac, Vallée du Cristillan, (NEU K01241), $2n = 36$.
 F., H.-A., Ceillac, Bois Noir, (NEU K01243), $2n = 36$.
 F., Savoie, Val d'Isère (J. bot. Dijon, 68-924), $2n = 36$.
 F., Isère, Alpe d'Huez, Pic de l'Herpie, 2200 m (J. bot. Meyrin), $2n = 36$.
 CH., Vs., Montagne de Fully, amont du lac, 2150 m (NEU K01236), $2n = 36$.
 CH., Vs., Val d'Entremont, Combe des Planards, 2200 m (J. bot. Genève, 70-1052), $2n = 36$.
 CH., Vs., Gd-St-Bernard, Combe Barasson, 2400 m (70-753), $2n = 36$.
 CH., Vs., Vallée de St-Nicholas, Schwarzsee, 2550 m (NEU K01240), $2n = 36$.
 I., Collem Losom, 2800 m (J. bot. Paradisia, 69-223), $2n = 36$.
 I., Vallis Tellina (J. bot. Udine, 70-345), $2n = 36$.
 CH., Vs., 2550 m (J. bot. Genève, NEU K01238), $2n = 36$.
 CH., Vs., vallée de St-Nicholas, Riffelberg, 2650 m (70-742), $2n = 36$.
 CH., Grisons, Val del Fain (leg. E. Senaud, 69-468), $2n = 36$.
 VH., Grisons, Bernina, Lago Bianco (leg. E. Senaud, NEU K01233), $2n = 36$.
 CH., Grisons, Muottas Muragl (leg. E. Senaud, NEU K01245), $2n = 36$.
 CH., Grisons, Umbrail (J. bot. Th. Egli, NEU K01237), $2n = 36$.
 A., Tyrol, Tuxer Alpen, Kellerjoch (J. bot. Innsbruck, NEU K01249), $2n = 36$.
 I., Trento, Passo di S.-Pelligrino, La Costabella, 2300 m (72-1706), $2n = 36$.
 A., Dolomites, 2000 m (J. bot. Klagenfurt, NEU K01247), $2n = 36$.
 A., Kärnten, Turracher Berge, Nockgebiet, 2000-2400 m (J. bot. Wien, NEU K01251), $2n = 36$.
 A., Koralpe, Seehöhe, 1600 m (leg. P. Correvon, 69-1699), $2n = 36$.
 A., Styrie, Gleinalpe, Speikkogel, 1900 m (J. bot. Graz, 70-1457), $2n = 36$.
 Bulgarie, Rila, 2800 m (J. bot. Sofia, NEU K01257), $2n = 36$.

Le *V. bellidioides* est un orophyte endémique du sud et du centre de l'Europe. Les grands traits de sa répartition portés sur la figure 51, sont déterminés dans une large mesure par ses exigences édaphiques. Le *V. bellidioides* est un taxon calcifuge qui fait défaut dans la plupart des chaînes calcaires (sinon dans toutes?): Jura, Préalpes occidentales et septentrionales, etc. En revanche, il abonde dans une grande partie des massifs siliceux des Pyrénées ou des Alpes cristallines, des Alpes maritimes aux Alpes orientales. A l'est de l'Europe, il est disséminé au nord des Balkans, de l'Alba-



Fig. 51. — Carte de distribution de l'espèce collective *Veronica bellidioides* L.

nie aux montagnes bulgares et dans les Carpathes orientales. Sa limite septentrionale est atteinte dans les Sudètes sur deux petites chaînes n'excédant pas 1600 m d'altitude, à savoir les Riesengebirge (= Krkonose) et Gesenke (= Jeseniky). Exceptionnellement transgressif sur roche-mère carbonatée, il colonise alors toujours des sols décalcifiés en surface. Sa souche émettant des stolons radicans à enracinement très superficiel lui permet ainsi de s'affranchir de l'influence de la roche sous-jacente.

Le *V. bellidioides* est une des composantes les plus fidèles des pelouses acidophiles maigres et sèches des étages subalpin et alpin, montant à plus de 3000 m d'altitude (3250 m dans les Grisons d'après Braun-Blanquet & Rübel, 1932). Dans les Alpes, son optimum est réalisé dans les groupements appartenant aux Caricetea curvulae où le *V. bellidioides* participe avec une égale constance aux pelouses à *Carex curvula*, à *Festuca halleri* ou à *Festuca varia*. Dans les Pyrénées où il offre les mêmes exigences écologiques, il est assez étroitement lié aux pelouses à *Festuca eskia* pour autant que le tapis de graminées ne soit pas continu. Il est particulièrement abondant sur les petits replats délimités par les touffes de Gispet ou sur les buttes à gazon plus ras, colonisées par les *Sibbaldia procumbens*, *Gentiana alpina* et *Carex curvula*. Le *V. bellidioides* est en revanche beaucoup plus rare dans les groupements plus thermophiles à *Festuca paniculata*.

Lorsque nous avons entrepris l'étude cytologique du *V. bellidioides*, seule la numération publiée par Mattick (in Tischler, 1950) était connue et relatait $2n = 18$

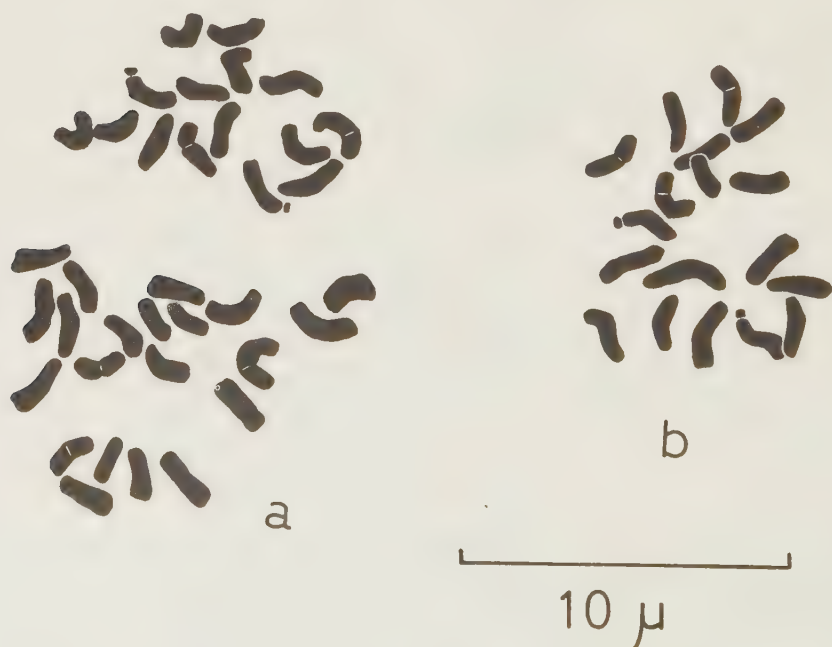


Fig. 52. — *Veronica bellidioides*, mitoses de racine.
a, population du Pic du Midi de Bigorre (K01239). b, population du Coll Mitja (69-432).

chromosomes pour du matériel sans doute d'origine tyrolienne. Nos premiers résultats (Küpfer, 1968) nous avaient permis de déceler une sippe tétraploïde en deux localités des Alpes suisses (Bernina et Montagne de Fully) et une race diploïde dans les Pyrénées-Orientales. L'année suivante, Fischer (1969) confirmait l'existence d'une sippe polyploïde sur deux populations autrichiennes. La question qui se posait alors était de savoir si des populations relictuelles ($2x$) existaient bien dans les Alpes et dans l'affirmative d'en délimiter la répartition. Il convenait également de poursuivre l'inventaire cytologique des populations pyrénéennes. Nos observations sont résumées sur la figure 51.

Tous nos comptages ont été réalisés sur des mitoses de racine; nous ne pouvons donc pas apporter de précision sur le déroulement de la méiose du tétraploïde. Le pollen est cependant très régulier chez les deux cytotypes. Les chromosomes sont petits (1.4 à 3μ), de taille sensiblement égale dans les deux races et les centromères peu visibles (du moins avec la technique que nous avons utilisée). Dans les caryotypes à $2n = 18$ aussi bien que dans ceux à $2n = 36$, une paire de chromosomes offre un petit fragment de chromatine détaché du corps principal (fig. 52a, b). La constriction primaire n'étant pas visible, on ne peut pas affirmer qu'il s'agit de satellites ou de chromosomes à large constriction subterminale.

Deux remarques ressortent de l'ensemble des données cytologiques. Dans le domaine alpin seule la race tétraploïde a été retrouvée. Notre échantillonnage assez complet (23 stations différentes dont plusieurs autrichiennes) a été effectué dans tous les secteurs de l'aire, même en des stations très méridionales, telles la Koralpe ou le Ht Boréon, qui hébergent en général des sippes diploïdes. Nos résultats, joints à ceux de Fischer (l.c.), rendent donc très improbables le nombre $2n = 18$ publié par Mattick (l.c.). Il est aussi intéressant de remarquer que la population bulgare (Rila) appartient au cytotype polyploïde, quand bien même sa situation géographique (seules les populations du Pirin sont plus australes), laissait supposer le contraire. Dans les Pyrénées, unique région où les deux races chromosomiques se côtoient, la situation, au moins sur la carte semble confuse. Pourtant on peut dégager quelques lignes générales. L'aire principale de la sippe diploïde est orientale et couvre, selon toute probabilité, la chaîne franco-espagnole du Canigou à la frontière franco-andorrane et s'avance au nord sur les sommets dominant la source de l'Aude. Les deux races, qui s'affrontent sans doute en d'autres régions, se trouvent à quelques centaines de mètres l'une de l'autre dans la région Pas de la Case-Port d'Envalira. Le cytotype diploïde occupe la station la plus élevée, en crête, alors que le tétraploïde colonise les pelouses fraîches en aval des sources de l'Ariège. Cette relation tient peut-être du hasard, car nos deux sondages cytologiques sont insuffisants pour nous donner une idée précise de la répartition respective des deux races dans cette région. Parmi les populations que nous avons étudiées, la plus occidentale provenait de la crête reliant le Port de Boucharo au Pic Entre les Ports et s'est révélée diploïde. Elle constitue le seul témoin que nous ayons mis en évidence de populations de la sippe primitive dans la partie occidentale de la chaîne où elle est peut-être plus répandue. Le domaine réservé à la race tétraploïde s'intercale entre les populations diploïdes. Il s'étend du Port de Barroude à l'Andorre et contourne par le nord les positions tenues par le diploïde pour atteindre les contreforts orientaux de l'Ariège.

Au point de vue morphologique, le *V. bellidioides* est une espèce très variable. Plusieurs taxons de rangs différents ont été détachés du type, mais leur valeur est encore controversée aujourd'hui. Le premier a été décrit d'une manière exhaustive

par Townsend (1878) sous le nom de *V. lilacina* sur la base de plantes récoltées dans les Alpes valaisannes (Bel Alp et Riederhorn). Selon Townsend, il diffère du type par ses rejets stériles robustes, allongés, écailleux, à feuilles dentées en scie, par ses fleurs d'un lilas pâle et par ses capsules plus étroites, ovales-elliptiques. Le *V. bellidioides*, toujours d'après l'auteur anglais, offre en revanche un port moins robuste, des stolons plus courts, des feuilles à peine crénelées-dentées presque entières, des fleurs bleu foncé et des fruits ovales-orbiculaires. D'autres critères différentiels de moindre importance sont encore signalés dans le travail original de Townsend qui mentionne comme indications chorologiques "dans le canton du Valais: Dauphiné?; Cambredases, etc., dans les Pyrénées ... Pic du Midi ... Port de Paillières ... au-dessus de Bagnières". Le *V. lilacina* a été différemment apprécié dans les flores. Nyman (1890) le subordonne à titre de sous-espèce au *V. bellidioides* alors que Gremli le dégrade au rang de variété [var. *townsendi* Gremli in Dalla Torre, Atl. alp. fl. 4: 174. 1897. = subsp. *townsendi* (Gremli) P. Monts.]. Plus récemment, Hess & al. (1972) ne mentionnent aucun taxon infraspécifique dans le *V. bellidioides*. Walters & Webb (in Tutin & al., vol. 3. 1972) reprenant la combinaison de Nyman donnent comme répartition du subsp. *lilacina* "Pyrénées, S. W. Alps",

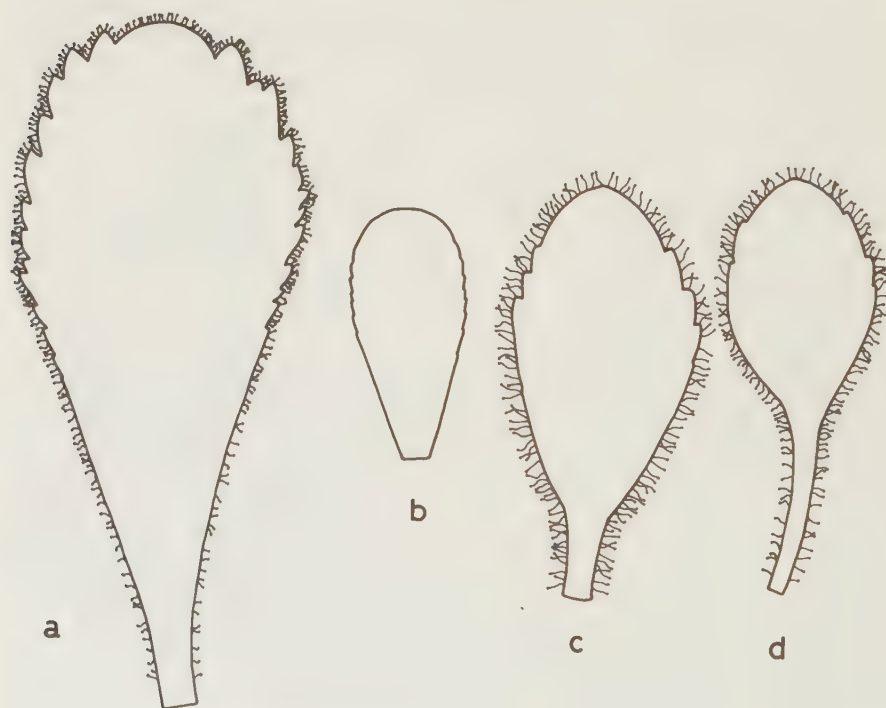


Fig. 53. — Feuilles radicales du *Veronica bellidioides*. a, Cambredase (K01255), témoin récolté in situ. b, Cambredase, témoin cultivé au jardin botanique. c, d, Rila (K01257).

indications auxquelles il conviendrait d'ajouter les Alpes centro-occidentales étant donné que le type a été décrit des Alpes valaisannes. D'autre part, les auteurs anglais citent comme nombres chromosomiques $2n = 36$ pour le subsp. type et $2n = 18$ pour le subsp. *lilacina*, données sans doute empruntées à notre travail de 1968. En effet la morphologie des plantes que nous avons étudiées à cette époque, nous avait permis de rapporter les deux populations suisses au subsp. *bellidioides*, alors que la plante du Cambredase, par la robustesse de ses hampes florales, ses longs stolons écaillés et ses feuilles très dentées (fig. 53a) correspondait en tout point au taxon de Townsend. Notre thèse était encore renforcée par le fait que Townsend indiquait précisément le Cambredase comme station caractéristique. Dès lors, on pouvait imaginer que les deux phénotypes différents coïncidaient avec les deux races chromosomiques. Cette hypothèse n'a pas été confirmée par nos recherches ultérieures et en particulier par les cultures comparées des deux taxons que nous avons entreprises dès 1967. Après trois années de culture sans rempotage, l'épuisement des réserves nutritives du sol a modifié d'une manière considérable le phénotype des plantes du Cambredase qui ont pris graduellement l'aspect du subsp. *bellidioides*. Leur pubescence glanduleuse très prononcée à l'origine a diminué au point de disparaître sur les feuilles inférieures qui sont devenues plus petites, coriaces, presque entières et atténuées en un pétiole court et large (fig. 53b). Cette observation nous a incité à étudier sur le terrain l'amplitude de la variation morphologique du *V. bellidioides*, ce que nous avons réalisé sur le versant est du Col de Torrent (Val de Moiry, Valais). Le *V. bellidioides* y est très abondant et la majorité de ses individus appartiennent au type. Quelques pieds correspondant au subsp. *lilacina* se trouvent cependant disséminés dans toute la population, mais sont le plus souvent localisés en des microstations plus fraîches (dans les creux) ou dans des endroits où la terre a été remuée, en particulier sur le pourtour des terriers de marmottes. Entre ces types extrêmes, se rapportant sans difficultés au subsp. *bellidioides* ou au subsp. *lilacina*, on observe une variation morphologique continue. De plus l'habitus "*lilacina*" n'est pas lié au cytotype diploïde, mais apparaît sporadiquement aussi bien dans les populations tétraploïdes que diploïdes. Il est cependant plus répandu dans les Pyrénées ce qui rejoint peut-être les observations de Gaussen (1964) qui constate dans une étude sur les causes de l'endémisme que "pubescence plus forte, taille plus grande sont souvent des caractères pyrénéens indépendants des familles". En définitive, les formes portant l'épithète *lilacina* ne sont guère plus que des écoclinales et constituent avec le *V. bellidioides* une seule et même espèce, conclusion qui s'accorderait avec le traitement proposé par Hess & al. (l.c.).

Trois autres taxons infraspécifiques subordonnés au *V. bellidioides* ont été encore décrits par Pénzes (1948). Le subsp. *kellerjenoei* Pénzes du Tyrol méridional [Typus: Seiser-Alpe, Puflatsch, 2000 m, 1903, *Berendsen* (BPU)] ne nous paraît pas devoir être retenu, les caractères invoqués (feuilles basilaires obovales-étroites, presque entières, glabres à ciliées sur les bords, poils de 0.3 à 0.4 mm de long) entrant dans le gradient morphologique du *V. bellidioides* type. Les deux dernières unités sont bulgares. La diagnose très sommaire du subsp. *csapodyi* Pénzes ne mentionnant pas de caractères originaux par rapport aux formes alpiennes, ce taxon ne semble pas bien fondé. Quant au var. *bulgarica*, Pénzes le définit succinctement par "pili foliorum basium 0.7-0.8 mm longi". C'est à ce dernier taxon que semble appartenir le matériel bulgare (Rila) que nous avons eu en culture. Nos exsiccata témoins portent en effet une pubescence prononcée, formée de longs

poils (0.6 à 0.9 mm). Ayant confronté nos échantillons aux exsiccata conservés à Genève, nous avons trouvé une plante de la même région [Bulgarie, Rila planina, in monte Mus Allah, in saxosis, c. 2500 m, 21.8.1907, *Schneider & Bergmann 844* (G)] présentant des caractères identiques. Sa pubescence est encore plus forte, la longueur des poils variant entre 0.8 et 1.3 mm, caractère que nous n'avons observé dans aucune population pyrénéenne, alpienne ou carpathique. De plus, les limbes des feuilles sont brusquement contractés en un pétiole étroit, parfois assez long (fig. 53c et 53d), phénomène exceptionnel chez le *V. bellidioides* type. Ainsi, le var. *bulgarica* Pénzes, dont il faudra étudier un matériel plus abondant afin d'appréhender sa variabilité, sera peut-être l'unique taxon à mériter un statut particulier.

Si l'on adopte la classification de Stroh (1942), le *V. bellidioides* appartiendrait à la section *Veronicastrum* Benth. subsectio *Alpina* Römpf dont la seule autre espèce européenne est le *V. alpina* L. Les liens de parenté entre ces deux espèces ne nous paraissent cependant pas suffisamment étroits pour permettre d'envisager la participation du *V. alpina* à la genèse du cytotype tétraploïde du *V. bellidioides*. En fait, l'espèce la plus proche du *V. bellidioides* est un taxon nord-américain-groenlandais, le *V. wormskjoldii* Roemer & Shultes, qui offre plusieurs caractères intermédiaires entre le *V. bellidioides* et le *V. alpina* avec lequel il a parfois été confondu. Notons que le *V. wormskjoldii* possède non seulement le même nombre de base $x = 9$, mais aussi les mêmes degrés de polyploidie: diploïde dans les Rocky Mountains (Packer, 1964) et Queen Charlotte Is. (Taylor & Mulligan, 1968) et tétraploïde dans des stations plus orientales [Mt Washington (Löve & Löve, 1966) et Groenland (Böcher & Larsen, 1950; Jörgensen & al., 1958)]. La sous-section *Alpina* apparaît très homogène au point de vue cytologique, puisque les trois espèces ayant été étudiées à cet égard sont toutes $2x$ et $4x$ sur la même base à $x = 9$. A titre de comparaison rappelons que parmi les sous-sections voisines seules les s.sect. *Fruticulosae* Benth. et *Diffusae* Römpf offrent la même homogénéité avec respectivement $x = 7$ et $x = 8$ comme nombre de base. En revanche, dans le s.sect. *Gouani* Moretii, tous les problèmes d'ordre systématique ne sont pas résolus, les nombres de base $x = 8?$, 9, 12, 17 ayant été trouvés.

Considérations générales

Les résultats exposés en détail ci-dessus, ceux qui ont paru dans nos publications antérieures (Küpfer 1968, 1969, 1971a, 1971b, 1971c, 1972a, 1972b: Küpfer & Favarger 1967: Favarger & Küpfer 1968, 1969, 1970), enfin les données que, faute de temps, nous n'avons pas pu exploiter à fond et qui figurent aux tableaux I et II ou qui feront l'objet de travaux futurs [*Aethionema* sp., *Senecio* gr. *doronicum*, *Saxifraga androsacea*, *Veronica* gr. *teucrium*, etc.], nous permettent de déduire un certain nombre de faits et d'hypothèses que nous allons discuter. Ici encore (cf. p. 18), il ne nous paraît pas opportun de séparer totalement les résultats cytologiques des données chorologiques ou taxonomiques, car dans une recherche comme la nôtre ces divers domaines se chevauchent en grande partie.

Notre enquête a porté sur quelque 360 taxons répartis en 1900 populations. Si dans bon nombre d'espèces ou groupes d'espèces, le caryotype (dans la mesure où il a pu être analysé) nous a paru très stable [exemples: *Adonis pyrenaica*, *Anemone narcissiflora*, *Pulsatilla alpina*, *Ranunculus seguieri*, *Artemisia petrosa*, *Tanacetum alpinum* f. *minimum* (4x), etc.] et le nombre chromosomique constant, il faut reconnaître que dans de très nombreux cas, nous avons observé une variation intraspécifique polyploïde, aneuploïde ou dysploïde. Il est vrai que nous avons dirigé tout particulièrement notre attention sur des cas de ce genre, car ce sont eux qui permettent de tirer les conclusions les plus intéressantes au double point de vue de la phylogénie et de la géobotanique historique. Enfin, dans quelques cas, le nombre chromosomique s'est révélé constant, mais le caryotype différait d'une population à l'autre (*Crocus albiflorus*) ou entre deux espèces voisines [*Adonis pyrenaica* — *A. distorta* (Küpfer, non publié)].

Concernant la polyploïdie intraspécifique, il est toujours intéressant de chercher à savoir si elle représente une auto- ou une allopolyploïdie. Bien que la frontière entre ces deux types extrêmes soit de nos jours devenue plus floue qu'à l'époque où Kihara & Ono (1927) ont pour la première fois établi cette distinction, nos recherches montrent que dans la plupart des cas observés, les races polyploïdes se comportaient comme des autopolyploïdes. D'une part, en effet, leur méiose présentait un nombre plus ou moins élevé de multivalents [*Koeleria vallesiana* (4x et 6x), *Festuca paniculata* (4x), *Silene ciliata* (4x et 20x), *Silene boryi* (4x), *Ranunculus parnassifolius* subsp. *heterocarpus* (4x), *Jasione perennis* (4x), *Tanacetum alpinum* (4x), etc.]. D'autre part, les différences morphologiques séparant le diploïde du ou des polyploïdes de la même espèce étaient très faibles, voire insignifiantes. Il en est ainsi des *Minuartia sedoides*, *Arenaria grandiflora*, *Aethionema saxatile* s. str., *Veronica bellidioides*, etc. Chez l'*Anthericum liliago*, si le var. *liliago* diffère assez nettement des var. *multiflorum* et *sphaerocarpum* diploïdes, il est en revanche très semblable, sinon identique, au diploïde de l'Espagne orientale (Camaarena de la Sierra). Là encore, une origine par autopolyploïdie paraît des plus vraisemblables. Ceci donnerait raison à Müntzing (1936) qui voyait dans l'autopolyploïdie une des voies les plus fréquentes suivies par la microévolution pour donner naissance à des taxons nouveaux. Que ces autopolyploïdes soient plutôt des poly-

plœides intervariétaux (Stebbins, 1947) [= allopolyploïdes géniques de Straub, 1953] paraît assez probable, mais nous n'avons pas encore en main tous les arguments qui nous permettraient d'en fournir la preuve. En mettant l'accent sur le rôle joué par ces derniers dans la sélection naturelle, Stebbins (l.c.) ne s'inscrit pas en faux contre les idées de Müntzing (l.c.), mais tend plutôt à les préciser, tout en restreignant la portée des autopolyploïdes stricts qui doivent être fort rares dans la nature.

L'allopolyploïdie paraît en revanche extrêmement rare dans notre matériel. Hormis le cas des *Viola diversifolia* et *Hormathophylla lapeyrousiana*¹ pour lesquels nous avons imaginé une origine par amphidiploïdie, seul l'*Oxytropis halleri* subsp. *halleri* (4x) diffère assez nettement du subsp. *velutina* (2x) pour qu'il soit nécessaire d'invoquer la participation d'un autre taxon dans sa genèse. L'absence de multivalents lors de la division hétérotypique du subsp. *halleri* parle dans le même sens.

Au sujet du *Viola diversifolia*, on pourrait d'ailleurs objecter que l'amphidiploïdie, qui suppose à l'origine un croisement, n'est guère probable chez les Viollettes de la section *Melanium* où la biologie florale favorise l'autofécondation. En effet, le style est recourbé en "s" à l'intérieur de la gorge de la corolle et les anthères s'appuient contre les papilles stigmatiques. Pourtant il n'en reste pas moins vrai que les hybrides sont relativement fréquents, même entre espèces appartenant à des groupes différents et caractérisées par des nombres de base distincts (voir en particulier Hegi, vol. 5/1, 1925). Récemment encore, Merxmüller & Haesler (in Merxmüller, 1974) ont signalé un hybride fertile entre les *V. arvensis* Murray ($2n = 34$) et *V. corsica* Nyman subsp. *ilvensis* (W. Becker) Merxm. ($2n = 52$) dont le nombre zygotique $2n = 42$ proviendrait selon eux de la stabilisation, accompagnée de la perte d'un chromosome, du caryotype hybride à $2n = 43$. Personnellement, nous avons réalisé avec une relative facilité l'hybride *V. eugeniae* Parl. ($2n = 34$) x *V. diversifolia* (DC.) W. Becker (sippe des Pyrénées orientales à $2n = 34$). Si les deux sippes offrent la même valence chromosomique, elles se rapportent à des groupes différents, respectivement aux *Altaicae* et aux *Valderiae*. De plus, nous avons découvert dans les Abruzzes un nouvel hybride qui impliquait la participation du *V. magellensis* Porta & Rigo ex Strobl ($2n = 22$) et du *V. eugeniae* ($2n = 34$). A noter que les deux espèces ne possèdent ni le même nombre chromosomique, ni la même écologie et que par surcroît elles ne sont pas affines. Sur les trois individus hybrides analysés, deux présentaient bien le nombre chromosomique intermédiaire ($2n = 28 = 11 + 17$), alors que le dernier, à $2n = 45$, résultait de la conjugaison d'un gamète haploïde à $n = 11$ du *V. magellensis* et d'un gamète non réduit à $n = 34$ du *V. eugeniae*. La réunion de gamètes non réduits des deux parents ou le redoublement du nombre chromosomique de l'hybride à $2n = 28$ réaliserait une nouvelle amphidiploïdie dont serait peut-être issu un nombre de base secondaire stable ($x' = 28$). Les exemples ci-dessus démontrent en tout cas que l'hypothèse de l'amphidiploïdie pour expliquer la diversification des nombres de base dans la section *Melanium* ne doit pas être écartée à priori, en dépit de la morphologie particulière du gynécée et de l'androcée. Il n'est donc pas exclu de penser qu'au sein des *Valderiae*, le caryotype à $2n = 34$

¹ Encore que dans le cas de l'*Hormathophylla lapeyrousiana*, l'amphidiploïdie ne soit pas l'hypothèse la plus probable.

procède d'une amphidiploïdie entre taxons ancestraux à $2n = 20$ et $2n = 14$ comme nous l'avons supposé précédemment (Küpfer, 1971a).

Chez quelques-unes des races polyploïdes que nous avons étudiées, l'autopolyploïdie s'accompagne de phénomènes de stérilité (stérilité pollinique et carpellaire partielle): *Ranunculus plantagineus* subsp. *plantagineus* (4x) et *Ranunculus parnassifolius* subsp. *heterocarpus* (4x et 5x). Nous avons de sérieuses raisons de penser que ces plantes se reproduisent par apomixie au moins facultative, comme les espèces d'autres sections du genre *Ranunculus*. L'apomixie doit être la règle dans les populations pyrénéennes, cantabriques, ainsi que dans certaines populations alpiennes du *Poa cenisia* s.l. (incl. *P. fontqueri*), puisque nos recherches montrent qu'elles sont heptaploïdes et offrent une microsporogénèse fortement perturbée et un pollen en partie irrégulier (la proportion de microspores avortées semble toutefois plus faible que dans l'exemple des Renoncles). En revanche, chez le *Nardus stricta*, considéré comme un taxon apomictique à pollen en tout ou en partie avorté, nos recherches montrent que cette propriété varie d'une population à l'autre et que certaines d'entre elles (Sierra de Gredos) présentent un pollen presque normal.

L'aneuploïdie intraspécifique paraît liée soit à l'autopolyploïdie soit à des phénomènes d'hybridation. Chez les races présumées autopolyploïdes des *Koeleria vallesiana* [4x (Pl. Id) et 6x], *Senecio doronicum* [4x et 6x] et *Anthemis* gr. *montana* [4x, 6x et 8x], l'aneuploïdie paraît être relativement fréquente. Comme nous l'avons observé à plusieurs reprises, elle procède alors de la séparation inégale d'un multivalent. 25% des individus tétraploïdes du *Koeleria vallesiana* sont affectés de polysomie. Chez l'*Anthemis* gr. *montana*, l'amplitude de la variation peut être assez grande. Dans la population tétraploïde de l'Espinouse (Hérault) que nous avons étudiée, la valence zygotique variait entre $2n = 35$ et $2n = 39$, offrant tous les intermédiaires, alors que dans une population de la Peña Prieta (sud des Picos de Europa), supposée octoploïde ($2n = 72$), nous n'avons trouvé aucun individu euploïde, les caryotypes étant respectivement à $2n = 66, 68, 70$. Enfin l'hypo- ou l'hyperpolyploïdie est presque la règle chez les *Thalictrum minus* pyrénéens à $2n = c. 84$ où la valence est comprise entre $2n = 82$ et $2n = 89$ chromosomes. En revanche, la syndèse très régulière, sans aucun multivalent, de l'*Anthericum lilago* a pour corollaire une constance beaucoup plus grande du caryotype. Seuls trois individus sur plus de cent étudiés possédaient un ou deux chromosomes surnuméraires du type A. Mentionnons aussi le cas des populations centro-pyrénéennes du *Viola diversifolia* où nous attribuons l'aneuploïdie à des hybridations. Toutefois, dans ce processus le partenaire du parent à $2n = 34$ reste encore à préciser. Quoi qu'il en soit, nous n'avons pas affaire ici à une dysploïdie, mais à une variation à l'échelle individuelle du nombre chromosomique entre les pôles $2n = 34$ et $2n = 52$.

Que la dysploïdie ait joué un rôle dans la différenciation des flores orophiles auxquelles nous nous sommes intéressé, est prouvé par l'exemple des *Iberis* bisannuels d'éboulis, où les taxons endémiques alpiens ont $n = 9$, ceux de la Péninsule ibérique et des Pyrénées $n = 7$. Ce phénomène doit cependant être très ancien puisqu'il s'est manifesté au niveau intragénérique et non intraspécifique. La dysploïdie a sans doute aussi joué un rôle important dans la différenciation des nombres de base chez les Violettes de la section *Melanium*, en particulier dans les Alpes, où pourtant elle est associée à l'amphidiploïdie (voir ci-dessus). La différenciation d'un caryotype hypotétraploïde à $2n = 48$ chez le *Leontopodium*

alpinum, dérivé du nombre primitif $2n = 52$,¹ est selon toute vraisemblance très ancienne aussi. Tout porte à croire en effet que la valence à $2n = 48$ est apparue avant le passage du *Leontopodium alpinum* des Alpes vers les Pyrénées ou tout au moins avant la séparation définitive des populations pyrénéennes et alpiennes. En revanche, la dysploïdie est beaucoup plus récente chez les *Carduus defloratus* (Favarger & Küpfer, 1970) et *Sideritis* gr. *hyssopifolia* où elle paraît liée à des modifications structurales et à des hybridations. Cette hypothèse se révèle en tout cas bien probable dans le cas du *Carduus defloratus* (travail en cours avec C. Favarger). Dans ces deux exemples, il est aussi intéressant de remarquer que la dysploïdie affecte le domaine de l'aire le plus étendu, celui où chaque taxon offre la plus grande variation morphologique (Alpes pour le *Carduus defloratus*, Pyrénées pour le *Sideritis* gr. *hyssopifolia*). Ces derniers exemples sont à rapprocher du cas des *Erysimum* alpins étudiés par Favarger (1972a) chez lesquels les populations pyrénéennes (la plupart, sinon toutes) ont $n = 13$, alors que dans les Alpes, les nombres de base représentés sont $n = 9$ et $n = 7$.

En revanche, dans le genre *Kernera*, la dysploïdie qui paraissait établie par les travaux antérieurs n'a pas été confirmée. Au contraire, toutes les sippes affines du *K. saxatilis* offrent bien le même nombre chromosomique $2n = 14$. A ce point de vue, le genre *Kernera* se rapproche du genre monotypique *Rhizobotrya* et peut-être aussi du genre *Petrocallis*. Outre le nombre chromosomique, ces trois taxons partagent plusieurs caractères morphologiques, en particulier ceux des fruits. Il n'est donc pas exclu qu'ils possèdent un ancêtre commun.

Le point de vue taxonomique

Comme nous l'avons souligné dans notre introduction, nous avons apporté un grand soin à l'étude morphologique et écologique des taxons étudiés et de leurs races chromosomiques et nous nous sommes efforcé toutes les fois que cela était possible d'en tirer les conclusions taxonomiques et nomenclaturales qui s'imposaient. En revanche, nous avons renoncé à distinguer par un binôme particulier des races chromosomiques non morphologiquement distinctes du type. Nous sommes d'accord sur ce point avec Favarger (1956) lorsqu'il affirme que le statut taxonomique des races chromosomiques doit varier de cas en cas, de la forme ou de la variété à la sous-espèce ou à l'espèce.

Nos observations appuyées par des comptages chromosomiques nous ont permis de débrouiller un certain nombre de groupes complexes qui posaient encore de sérieux problèmes taxonomiques. Mentionnons en particulier le groupe des *Ranunculus pyrenaicus* – *R. angustifolius* et celui des *Oxytropis foucaudii* – *O. halleri* – *O. campestris* où Leins & Merxmüller (1966), il est vrai, avaient fort bien posé les jalons. Nos études nous ont permis de déceler des taxons jusqu'ici méconnus, tels que:

¹ Se fondant sur la découverte d'un *Leontopodium* [*L. leontopodium* (DC.) Hand.-Mazz.] à $2n = 24$ chromosomes, Podlech & Dieterle (1969) pensent que les caryotypes à $n = 12$ dérivent de ceux à $n = 13$. Chez le *L. alpinum*, nous admettons un phénomène semblable, mais à l'échelle tétraploïde. On aurait donc ce fait assez curieux que la dysploïdie affecte les deux degrés de polyploïdie et que dans les deux cas, le caryotype s'est stabilisé sur un nombre de base secondaire multiple de 12 ($n = 13 \rightarrow n = 12$, $n = 26 \rightarrow n = 24$).

Anthericum liliago var. *multiflorum*
Anthericum liliago var. *sphaerocarpum*
Paronychia kapela subsp. *galloprovincialis*
Paronychia kapela subsp. *baetica*
Ranunculus plantagineus subsp. *occidentalis*
Ranunculus parnassifolius subsp. *favargerii*
Ranunculus parnassifolius subsp. *heterocarpus*¹

Elles nous ont permis de réhabiliter le *Ranunculus angustifolius*, en donnant à ce binôme son sens véritable. Enfin, nous avons procédé à une révision (au moins partielle) du genre *Hormathophylla*.

Nous voudrions insister ici sur le fait que c'est une étude cytologique précise qui nous a mis sur la piste de taxons nouveaux, comme elle nous a permis de mettre de l'ordre dans des groupes complexes. Mais l'analyse cytologique est inséparable de recherches sur la morphologie des plantes dans leur milieu naturel, sur leur écologie et leur distribution. Conçue ainsi, la biosystématique est non seulement une discipline à part, riche de signification sur les processus de l'évolution, mais elle permet d'approfondir la taxonomie classique tout en la renouvelant par ses méthodes.

Les taxons que nous avons cru devoir conserver ou distinguer nous paraissent naturels. Or, la distinction d'entités naturelles n'est pas seulement utile à un point de vue théorique ou philosophique, mais elle revêt un intérêt pratique considérable pour les disciplines qui s'appuient sur la taxonomie, par exemple pour la phytosociologie et l'écologie. Dans un relevé phytosociologique, le *R. pyrenaeus*; il en est de même des subsp. *parnassifolius* et subsp. *favargerii* du *Ranunculus parnassifolius* ou encore des *Oxytropis foucaudii* et *O. halleri*. Aussi espérons-nous que nos résultats auront quelque intérêt pour les botanistes et phytosociologues tant pyrénéens qu'alpiens.

Problèmes cytogéographiques

Nous avons souligné ci-dessus que dans un assez grand nombre d'espèces linnéennes (34 en tout), nous avons mis en évidence plusieurs valences chromosomiques. Dans 18 espèces, ce phénomène n'avait pas été observé auparavant; pour d'autres espèces encore, nous avons découvert d'autres valences, s'ajoutant à celles déjà mises en évidence par les auteurs qui nous ont précédé.

Une première remarque s'impose: lorsque dans le domaine étudié, une espèce se signale par l'existence de plusieurs nombres chromosomiques, cette variation n'est presque jamais erratique, en ce sens que dans une population donnée, il est très rare de rencontrer des individus appartenant à plusieurs valences différentes. Il s'agit alors soit de polypléides occasionnels au sein d'une population diploïde (*Crocus albiflorus*, Zermatt), soit d'une zone de contact entre les aires respectives de deux races différant par leur degré de polypléidie (*Silene ciliata* aux Picos de Europa, Blackburn 1933). Dans l'immense majorité des cas, on se trouve en

¹ Il se trouvera très probablement encore des taxons à décrire dans les cercles d'espèces que nous avons étudiés, mais que le temps nous a empêché de traiter ici de façon détaillée (par exemple dans le *Viola diversifolia*).

présence de populations homogènes occupant un domaine propre, géographique et (ou) écologique. Autrement dit, nous avons affaire à des "races chromosomiques" au sens où l'a toujours entendu Favarger (1956, etc.). De bons exemples de races purement géographiques (c'est-à-dire présentant en gros, dans le domaine considéré, les mêmes exigences écologiques) sont les races di- et polyploïdes des espèces suivantes: *Agrostis rupestris*, *Paronychia kapela*, *Minuartia sedoides*, *Silene ciliata*, *Silene graminea*, *Ranunculus plantagineus*, *Tanacetum alpinum*, etc.

Dans la flore alpine, Favarger (1964c) a insisté sur le fait que la distribution comparée des races chromosomiques d'une même espèce se laissait ramener à quelques grands types, tels la pseudo-vicariance occidentale-orientale ou australe-septentrionale. Toutefois, il faut bien reconnaître que ce jugement reposait parfois sur un échantillonnage assez faible de populations, par conséquent sur des bases un peu fragiles. Il en était de même de nos premières publications où les rapports entre les flores orophiles des Alpes et des Pyrénées, envisagés sur une vingtaine de populations d'une même espèce, semblaient eux aussi se ramener à des lois simples. Un des objectifs de notre travail a été d'éprouver, au moyen d'un échantillonnage aussi vaste que possible, dans quelle mesure nos premières hypothèses et celles de Favarger se vérifiaient ou s'il n'était pas nécessaire de les amender quelque peu. Ces prospections détaillées ont fait ressortir beaucoup de faits très intéressants et parfois inattendus.

L'examen des cartes de distribution figurant dans la partie générale de notre travail révèle d'emblée une très grande diversité. Cela n'a d'ailleurs rien de surprenant, car la chorologie nous apprend chaque jour qu'il n'y a pas deux espèces linnéennes qui aient des aires exactement superposables. Dans certains groupes, la distribution des races chromosomiques est apparue très complexe. Si dans une partie de leur aire les types di- et polyploïdes s'excluent de leurs territoires respectifs, dans d'autres secteurs, ils peuvent coexister, bien qu'en général ils soient alors séparés, soit verticalement, soit par leurs préférences écologiques. Le comportement des deux races chromosomiques dans ces zones de contact est très instructif. Très souvent, une espèce peut offrir une écologie assez souple lorsqu'elle n'a pas à souffrir de la concurrence d'une sippe voisine, alors que partout où elle se trouve en compétition avec une autre race, elle présente des exigences précises. Ainsi, dans les régions de la chaîne cantabrique où les *Silene ciliata*, *Ranunculus parnassifolius* et *Jasione levis* Lam. (= *J. perennis* L.) sont représentés par une seule sippe, celle-ci s'observe à des altitudes et dans des stations variées alors que dans les Picos de Europa où deux races s'affrontent, chacune d'elle a sa distribution propre. Il est intéressant de constater que dans ces trois exemples les individus les plus alticoles sont diploïdes à 2400 m à la Peña Vieja alors que les tétraploïdes se rencontrent quelque 600 m plus bas aux environs d'Aliva. Nous avons donné ailleurs (Küpfer, 1972b) d'autres exemples semblables. Ils pourraient d'ailleurs être multipliés (*Koeleria vallesiana* sur le versant aragonais des Pyrénées, *Coronilla minima* L. en Catalogne, *Festuca paniculata* dans la chaîne cantabrique, etc.).

Ces cas de distribution en "mosaïque" n'ont pu être analysés encore dans le détail et ils exigeraient des études expérimentales (hybridations, essai de reconstitution des taxons polyploïdes, étude cytologique des polyhaploïdes). Pour le moment leur déterminisme nous paraît si complexe qu'il échappe à toute tentative de schématisation. Ils ne sont cependant pas les plus fréquents dans le matériel que nous avons examiné, et certaines "lois" semblent tout de même se dégager

de l'étude comparative de la distribution des races chromosomiques dans le domaine touché par notre travail.

a) La pseudo-vicariance du type alpino-planitiaire

Des grands types proposés par Favarger (1964c), il semble que ce soit le mieux assuré et celui dont la portée est la plus générale. Si dans les Alpes, le *Lotus alpinus* (DC.) Schleicher diploïde vit à l'étage alpin et se trouve remplacé dans les basses montagnes et le Plateau suisse par le tétraploïde *Lotus corniculatus* L., il en est de même aux Pyrénées et dans la Sierra Nevada, avec cette seule réserve que dans ce dernier massif montagneux, le *Lotus alpinus* est remplacé par le *Lotus glareosus*, taxon très affine. Aux Picos de Europa en revanche, les Lotiers orophiles sont tous tétraploïdes.

Dans les Alpes, au cas des Lotiers, Favarger (1962b) ajoute ceux des Flouves et du Céraiste des champs auxquels on peut joindre, d'après nos recherches, celui de l'*Aethionema saxatile* (L.) R. Br. s. str. Chose curieuse, ces exemples ne sont pas valables pour les Pyrénées où l'*Anthoxanthum alpinum* semble ne pas exister, du moins sous sa forme diploïde, et où manque le *Cerastium arvense* L. subsp. *strictum* (L.) diploïde, ce dernier étant remplacé jusqu'à l'étage alpin, par le *C. arvense* L. subsp. *arvense* tétraploïde. En revanche, nous avons découvert des populations diploïdes dans le centre (Sierra de Gredos) et l'est de l'Espagne (Sierra de Javalambre, Moncayo). Le tétraploïde ne semble toutefois pas exclu de ces régions puisque nous l'avons récolté à moyenne altitude au Moncayo. Quant à l'*Aethionema saxatile*, il n'est représenté dans les Pyrénées que par sa race tétraploïde (P.-A., Urdos; Aude, gorges de l'Aude) qui ne dépasse sans doute pas 800 à 1000 m d'altitude. Aux étages supérieurs, il est remplacé par un autre taxon, diploïde, l'"*Ae. ovalifolium* DC.", dont le binôme reste à préciser, mais qui entre dans le cercle d'espèces des *Ae. monospermum* R. Br., *Ae. pyrenaicum* Bout. et *Ae. thomasianum* Gay. Dans l'espèce *Anthericum lilago*, une pseudo-vicariance d'un type subalpin-alpin et planitiaire se manifeste dans les deux chaînes (Alpes et Pyrénées).

Chez les *Coronilla minima* L. (fig. 54), *Galium hircynicum* Weigel et *Jasione levis* Lam. (fig. 60), les races orophiles diploïdes n'ont été décelées jusqu'ici que dans les Pyrénées ou certaines montagnes de la Péninsule ibérique. La dernière espèce ne parvient pas jusque dans les Alpes, la deuxième n'y est signalée qu'avec un point d'interrogation, alors que la première n'existe dans ce massif que sous ses formes polyploïdes, l'une inféodée aux vallées sèches intra-alpiennes à climat continental (hexaploïde), l'autre aux Alpes et Préalpes austro-occidentales (tétraploïde). Le cas des *Coronilla minima* et *J. levis* (diploïdes en certaines stations alticoles pyrénéennes ou ibériques mais polyploïdes aux altitudes inférieures) représente en quelque sorte le pendant de celui des *Anthoxanthum* et des *Cerastium*, à la différence près que l'aire de la race diploïde paraît plus étroite, chez la Coronille en particulier, que chez les Flouves ou les Céraistes.

La pseudo-vicariance alpino-planitiaire n'implique pas nécessairement une filiation directe entre l'orophyte diploïde et son taxon de substitution. Dans certains cas, la participation d'une autre sippe doit être envisagée. Ainsi les recherches récentes donnent à penser que l'*Anthoxanthum odoratum* tétraploïde ne dérive pas de l'*A. alpinum* par une simple autopolyploïdisation mais qu'un taxon méditerranéen, diploïde et vivace, a sans doute pris part à sa genèse (voir aussi p. 278).

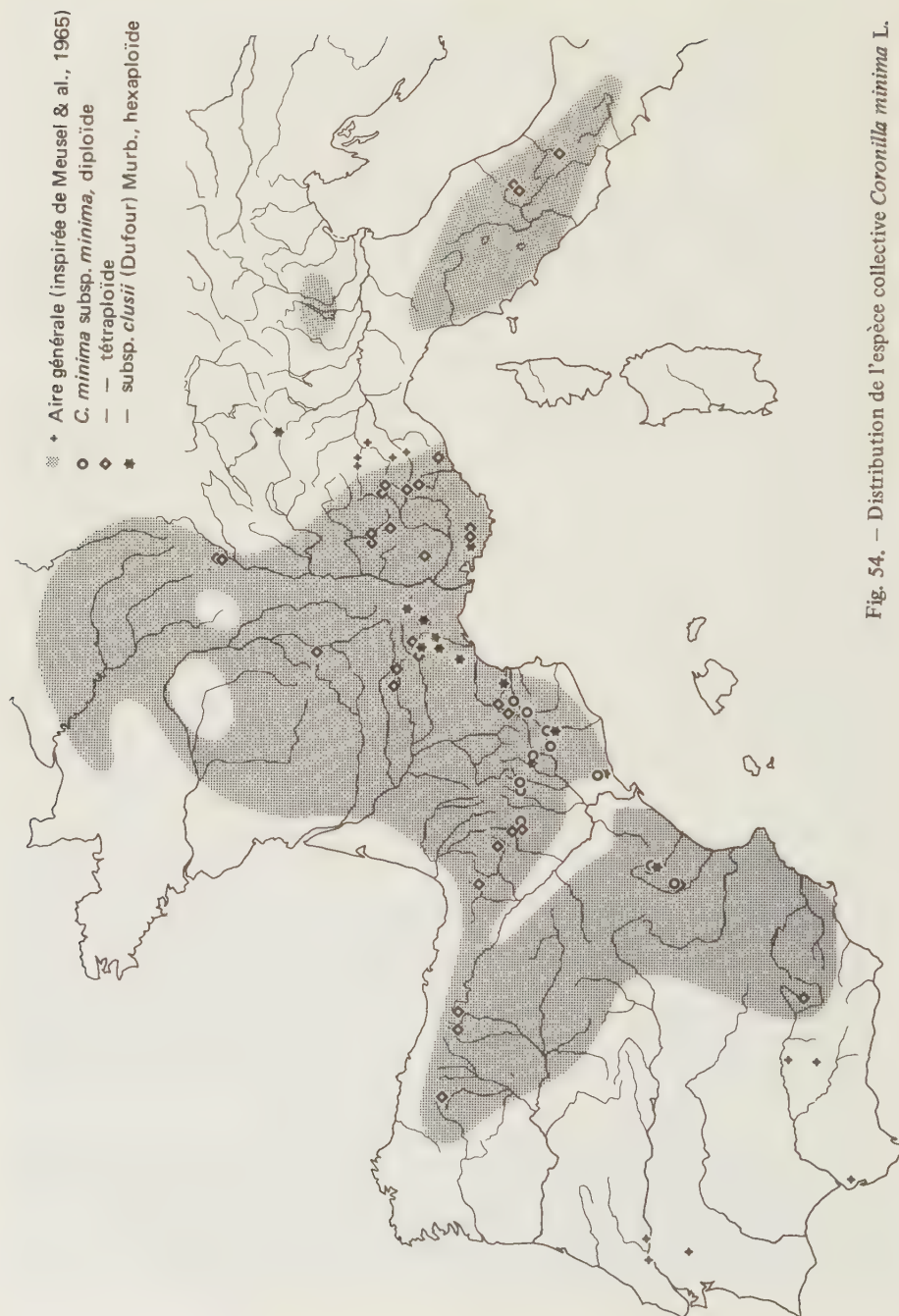


Fig. 54. — Distribution de l'espèce collective *Coronilla minima* L.

Quoi qu'il en soit, la pseudo-vicariance alpino-planitiaire, attestée par une dizaine d'exemples, souligne l'ancienneté des flores orophiles par rapport à la flore actuelle des plaines environnantes. Comme l'histoire de chacun des taxons est différente, et que l'histoire des diverses chaînes envisagées n'est pas non plus la même, il n'est guère étonnant que ce soient tantôt les Alpes, tantôt les Pyrénées, et plus rarement les deux massifs qui aient servi de refuge à des groupes anciens diploïdes.

Dans notre dition, l'ancienneté relative de la flore orophile est encore soulignée par le cas des *Iberis* bisannuels à $x = 9$ des Alpes occidentales (*I. aurosica*, *I. candolleana*, *I. nana*) et de France méridionale (*I. gr. intermedia*) qui ne relève cependant pas de la pseudo-vicariance. L'identité de leur nombre chromosomique et de leur type biologique ainsi que leur morphologie comparable témoignent clairement de leur parenté. En revanche, en l'absence de tout phénomène de polyploïdie, on ne dispose d'aucun renseignement permettant de préciser leurs rapports phylétiques. S'agit-il d'espèces vicariantes dérivées d'un taxon ancestral à grande amplitude écologique? Au contraire, les sippes planitiales ne représentent-elles que des écotypes des populations orophiles ou est-ce la relation inverse qui est la plus proche de la vérité?

D'après les recherches de Puech (1968) sur les conditions de germination et la phénologie de l'*Iberis intermedia* subsp. *prostii*¹ (Soyer-Willemet ex Godron) Rouy & Fouc., seule une postmaturation hivernale par des températures inférieures à -10° C assure à ce taxon un taux de germination élevé et une floraison plus précoce. Une telle exigence, pour une espèce inféodée aux régions soumises à un climat de transition mais à régime méditerranéen dominant, trahit à nos yeux une origine alpine, à partir d'un orophyte ancestral à $x = 9$. Par différenciation graduelle, ce dernier a produit, outre les taxons alpins *I. aurosica*, *I. candolleana* et *I. nana*, une ou plusieurs sippes qui furent refoulées à basse altitude par les glaciations. Elles trouvèrent sur les massifs marginaux (Cévennes pour l'*I. intermedia* subsp. *prostii*, Dauphiné pour l'*I. intermedia* subsp. *timeroi* (Jordan) Rouy & Fouc., Franche-Comté pour l'*I. contejeanii* Billot, cf. tableau 2) les conditions propices à leur développement. Lors du réchauffement postglaciaire, certaines colonies persistèrent dans les biotopes les plus favorables. Le gradient morphologique assez large de l'*I. aurosica*, chez lequel les individus des stations abyssales rappellent par leur habitus l'*I. intermedia*, semble confirmer notre hypothèse. La différenciation encore incomplète des sippes planitiales à floraison généralement tardives, gravitant autour de l'*I. intermedia*, témoigne d'ailleurs de leur jeunesse. Chaque population présente ses caractères propres, phénomène qui est illustré par une taxonomie des plus embrouillées et les nombreux jordanons² décrits. Rappelons encore que l'*I. spathulata* ($2n = 14$), endémique pyrénéenne, n'a en revanche aucun lien de parenté direct avec les sippes alpines ou cévenoles (Küpfer, 1971b).

b) La pseudo-vicariance du type occidental-oriental ou oriental-occidental

Dans la flore alpine, Favarger (1962b) a défini une pseudo-vicariance du type occidental-oriental attestée aujourd'hui par une quinzaine d'exemples différents

¹ D'après nos recherches, l'*I. intermedia* subsp. *prostii* a bien $2n = 18$ chromosomes et non pas $2n = 22$ comme l'a indiqué Puech (1963).

² Une étude approfondie des *Iberis* d'Europe austro-occidentale est en cours à Neuchâtel.

(*Senecio incanus* L. et *S. carniolicus* Willd., etc.). Nos recherches permettent d'ajouter aux listes de cet auteur le cas du *Ranunculus plantagineus* avec ses deux sous-espèces: l'une diploïde (subsp. *occidentalis*), des Alpes austro-occidentales et des Préalpes occidentales, et l'autre, tétraploïde (subsp. *plantagineus*), occupant tout le reste de l'aire (cf. p. 163 et sq).

La pseudo-vicariance occidentale-orientale dans les Alpes est-elle suffisamment fondée ou bien ne peut-elle se ramener au type suivant, c'est-à-dire à la pseudo-vicariance australe-septentrionale (voir ci-dessous) dont elle ne serait qu'un cas particulier (pseudo-vicariance sud-ouest — nord-est)? ou bien encore, ne peut-on penser que les polyploïdes occupent plutôt une situation centrale dans les Alpes, avec races diploïdes à la fois à l'ouest et à l'est, c'est-à-dire dans les territoires qui ont joué le rôle de refuges pendant les glaciations, ainsi qu'il semble résulter des recherches en cours de Beuret (1974) sur le groupe du *Trisetum distichophyllum* (Vill.) P.B.? Nous ne saurions le dire encore. Cependant certains exemples avancés par Favarger (l.c.) doivent être amendés, en particulier le cas du *Tanacetum alpinum* (L.) Schultz-Bip. (fig. 55) qui était pourtant un des mieux documentés grâce au travail de Contandriopoulos & Favarger (1959). En effet, une population des Dolomites italiennes (Massif de la Marmolada, Col de San Pellegrino) s'est révélée diploïde et il est probable qu'une exploration plus poussée des Alpes austro-orientales fera apparaître d'autres populations diploïdes. Quoi qu'il en soit, il semble que Favarger ait eu raison en admettant qu'il y a davantage de races polyploïdes (occupant une aire quelque peu continue¹) dans les Alpes orientales que dans les Alpes occidentales.² L'unique exception à la pseudo-vicariance occidentale-orientale dans les Alpes est fournie par le *Saxifraga androsacea* (fig. 59) dont la sippe ancestrale (6x) est limitée à la chaîne principale des Alpes orientales entre les Hohe Tauern et les Grisons, alors que les Alpes occidentales ne recèlent que le haut polyploïde (20x).

Favarger (l.c.) ayant admis que la formation des polyploïdes "orientaux" était due à une influence plus forte ou plus durable des glaciations dans les Alpes orientales, il était tentant de rechercher si dans les Pyrénées centrales, une différence semblable n'aurait pas provoqué la naissance de polyploïdes "centraux" ou "centro-occidentaux". En fait, dans un certain nombre de groupe, nous avons effectivement observé aux Pyrénées une pseudo-vicariance du type oriental-occidental. Ce sont:

	P.-O.	P.-C.
<i>Agrostis rupestris</i> (Björkman, 1960 et le présent travail)	2x	4x
<i>Koeleria vallesiana</i>	2x	4x
<i>Anthyllis montana</i>	2x	4x
<i>Linum perenne</i> subsp. <i>alpinum</i>	2x	4x
<i>Senecio</i> gr. <i>doronicum</i>	2x	6x
<i>Anthemis</i> gr. <i>montana</i>	4x	6x

¹Nous laissons de côté ici les polyploïdes à distribution limitée (apoendémiques) qui se rencontrent en divers points de la chaîne des Alpes, tels l'*Arenaria ciliata* L. subsp. *bernensis* Favarger (Favarger, 1963) et semblent résulter du croisement d'une sippe restée en place et d'une sippe réimmigrée.

²Cette assertion a la même valeur que l'on admette comme limite entre les deux domaines, celle du Bodan au Lac de Côme (limite classique) ou celle préconisée par Merxmüller (1952, du Lac Léman au Lac Majeur).



Fig. 55. — Distribution des races chromosomiques de l'espèce collective *Tanacetum alpinum* (L.) Schultz-Bip. dans le domaine pyrénéo-alpin (les indications relatives aux populations cyrno-alpiennes sont empruntées à leur majorité à Contandriopoulos & Favarger 1959).

	P.-O.	P.-C.
<i>Tanacetum alpinum</i>	4x	6x
<i>Veronica bellidioides</i>	2x	2x, 4x
<i>Helictotrichon montanum</i> (Gervais, 1973 et résultats personnels)	2x	4x
<i>Bupleurum ranunculoides</i>	2x	4x

Dans les deux derniers exemples, des populations diploïdes existent dans la chaîne cantabrique, alors que pour le *Veronica bellidioides* le tétraploïde des Pyrénées centrales est cerné par le diploïde. Tout se passe donc comme si les glaciations avaient exercé un effet plus sévère sur la flore orophile des Pyrénées centrales, auxquelles il convient d'ajouter les Pyrénées ariégeoises, et comme si les taxons alpins et méditerranéo-montagnards (*Anthyllis montana* L.) s'étaient réfugiés, soit dans les Pyrénées orientales, soit dans les Prépyrénées aragonaises, soit enfin à l'ouest (*Arenaria grandiflora*, *Paronychia kapela* subsp. *serpyllifolia*) et avaient réoccupé les Pyrénées centrales après les glaciations en devenant polyploïdes (polyploïdie de migration, Favarger, 1967). Il convient aussi de souligner la présence au voisinage des régions les plus élevées des Pyrénées centrales (sud de la Maladetta) de polyploïdes localisés d'origine sans doute beaucoup plus récente, tels que *Viola diversifolia*, sippe à $2n = 34-52$ (Küpfer, 1971c), *Erysimum* gr. *pyrenaicum* à $2n = c. 51$ (Favarger, 1972a) et *Ranunculus parnassifolius* subsp. *heterocarpus* pentaploïde.

Des cas de distribution inverse, avec les diploïdes confinés à la chaîne cantabrique ou dans les Pyrénées occidentales, existent aussi, bien qu'ils soient plus rares. A nos yeux, ils marquent la progression vers le nord-est de certaines sippes d'origine ibérique. Celles-ci incapables de franchir la dépression de l'Ebre ont été contraintes de la contourner par le nord et de suivre une partie au moins de la chaîne cantabrique pour atteindre les Pyrénées par leur extrémité occidentale. Ainsi, chez le *Galium hircynicum*, le diploïde n'a été observé jusqu'ici que dans le centre et le nord-ouest de l'Espagne ainsi qu'au Portugal. Le patroendémique du *Silene ciliata* parvient à peine sur les sommités voisines des sources de l'Ebre (fig. 22) alors que le *Paronychia kapela* subsp. *serpyllifolia* diploïde s'avance jusqu'en Navarre et dans les Pyrénées-Atlantiques (fig. 28). Quant au diploïde de l'*Arenaria grandiflora*, il atteint les Hautes-Pyrénées (fig. 25). En revanche, toutes ces espèces sont représentées exclusivement par leur race polyploïde dans les Pyrénées centro-orientales.

c) La pseudo-vicariance du type austral-septentrional

Attesté dans les Alpes par des exemples tels que *Bupleurum ranunculoides* L. et *Astragalus australis* (L.) Lam., ce type de distribution paraît bien fondé et semble avoir une portée plus générale, s'étendant aussi à la Péninsule ibérique. Dans les Alpes, le cas du *Senecio doronicum* (fig. 56) et celui du *Minuartia sedoides* s'ajoutent à ceux déjà cités par Favarger (1964c).

Dans la Péninsule ibérique, des plantes comme les *Arenaria tetraquetra* subsp. *imbricata* (2x en Sierra Nevada) et subsp. *tetraquetra* (hexaploïde dans les Prépyrénées aragonaises, Favarger, 1972c), *Silene boryi*, *Silene ciliata*, *Galium hircynicum*,

se rattachent au type austral-septentrional. Il nous paraît sous la dépendance de migrations dues à l'alternance des périodes pluviales et interpluviales au Quaternaire (Küpfer, 1971b). Le seul phénomène inverse que nous ayons décelé jusqu'ici se rapporte au *Valeriana tripteris* L. dont une sippe apoendémique se trouve en Sierra de Gredos, alors que Villard (1970) cite un cas analogue dans la flore alpine, à savoir les *Leucanthemum* du grex *vulgare* Lam. Ce dernier exemple est d'ailleurs très complexe puisque Favarger (non publié) a observé des populations diploïdes au versant sud des Pyrénées et que personnellement nous trouvions dans la chaîne cantabrique (Mampodre) un hybride structural diploïde dont la méiose était affectée par des phénomènes de caténation.

d) *La pseudo-vicariance du type pyrénéo-alpin ou alpino-pyrénéen*

Dans certaines de nos publications antérieures, nous avons admis, sur la base d'un inventaire encore assez réduit, que ce type existait. La suite de nos recherches nous a montré que dans la plupart des cas, les phénomènes étaient plus compliqués. C'est ainsi que chez le *Ranunculus* grex *pyrenaicus*, toutes les populations pyrénéennes sont bien diploïdes, mais il existe aussi des diploïdes dans les Alpes du sud et dans les Préalpes occidentales (voir p. 169). Actuellement, il nous serait très difficile de citer un seul cas d'espèce exclusivement diploïde dans les Pyrénées et représentée dans les Alpes par des populations toutes polyploïdes. Il en est à peu près de même pour le cas inverse où seul, à notre connaissance, le couple de taxons *Draba tomentosa* Clairv. — *Draba subnivalis* Br.-Bl. n'offre que des populations diploïdes aux Alpes et polyploïdes aux Pyrénées. La remarque est d'importance, car elle signifie que dans la grande majorité des cas, le polyploïde n'a pas évincé complètement les sippes diploïdes dans la partie de l'aire où le polyploïde a pris naissance. Ainsi, lorsque le patroendémique d'une espèce collective est confiné à un seul pôle de l'aire alors que les deux chaînes partagent le polyploïde correspondant, tout porte à croire que ce dernier a passé secondairement dans la chaîne où il est seul représenté. Le phénomène inverse, soit l'origine polytopique du polyploïde aux Alpes et aux Pyrénées suivie de l'éviction du diploïde dans l'une des deux chaînes, est par surcroît très difficile à démontrer, les preuves ayant disparu. A notre avis, seul l'exemple du *Ranunculus parnassifolius* permet de penser que le tétraploïde alpin a supplanté complètement le diploïde dont il était issu. En effet, les populations alpiennes et pyrénéennes du subsp. *heterocarpus* tétraploïde se ressemblent beaucoup sans être identiques. Il n'est pas exclu que ce taxon ait passé des Pyrénées aux Alpes lors d'une première glaciation et que les populations aient ensuite divergé quelque peu. Remarquons toutefois que l'écologie très stricte de cette espèce rend l'hypothèse d'une migration à longue distance très aléatoire. Ainsi, il nous paraît beaucoup plus probable que le tétraploïde alpin s'est formé à partir d'un diploïde présent autrefois dans les Alpes et aujourd'hui éteint. Une hésitation persiste aussi au sujet du *Veronica bellidioides* (fig. 51). Sa vaste répartition sur la plupart des massifs d'Europe australe et centrale semble peu compatible avec une origine pyrénéenne (le diploïde n'a été décelé jusqu'ici que dans les Pyrénées) de toute l'espèce collective. Toutefois, grâce à son écologie plus souple que celle de l'espèce précédente, une migration de la race tétraploïde des Pyrénées aux montagnes bulgares, à travers les Alpes, n'est peut-être pas exclue.

A côté de ces quatre grands types de distribution, il en est plusieurs autres qui ne se laissent ramener à aucun des exemples examinés ci-dessus et se montrent beaucoup plus complexes.

Chez l'*Agrostis rupestris*, la sippe diploïde croît à la fois aux Tatra et dans les Pyrénées orientales. L'aire des diploïdes est coupée en deux par celle du tétraploïde qui occupe les Alpes. En outre, ce dernier a encore été observé dans les Pyrénées centrales. A la rigueur on pourrait attribuer ce phénomène aux glaciations et nous nous sommes servi plus haut de cet exemple pour souligner la différence entre les Pyrénées centrales fortement glaciées au Quaternaire et les Pyrénées orientales, relativement épargnées. Toutefois il est assez étonnant que l'*A. rupestris* diploïde ne se rencontre pas dans les Alpes du sud, à moins qu'il ait échappé jusqu'ici aux investigations.

Le cas du *Senecio* gr. *doronicum* est particulièrement intéressant. Des populations diploïdes¹ ont été décelées aux Abruzzes (fig. 56), dans les Alpes maritimes, les Cévennes méridionales, les Pyrénées et le Portugal. Celles-ci se sont différenciées en petites espèces ou variétés vicariantes: *S. doronicum* var. *arachnoideus* aux Apennins centraux, *S. gerardii* dans le sud de la France (Alpes, Cévennes, Pyrénées), *S. ruthenicus* dans le Cantal et les Causses, *S. doronicum* var. *lusitanicus* au Portugal et enfin un taxon proche du *S. doronicum* typique, mais diploïde (Alpes méridionales). Presque toutes les populations alpiennes (hormis celles du sud) sont tétraploïdes à $2n = 80$. Enfin il existe un taxon hexaploïde ($2n = 120$) dans les Mts Cantabres, les Pyrénées centrales et ariégeoises, le Cantal et le Jura méridional. En gros, force est de constater que les diploïdes sont méridionaux (voir la pseudo-vicariance australe-septentrionale p. 262), mais d'une part le tétraploïde a pénétré assez profondément aux Apennins où il semble représenter un apport alpigène et d'autre part la sippe hexaploïde s'avance très loin vers le sud-ouest. Cette sippe donne l'impression d'une atlantique-montagnarde qui a même atteint le Jura méridional en même temps que les *Sideritis hyssopifolia* L., *Dianthus monspessulanus* L., *Bupleurum ranunculoides* tétraploïde, etc. Une origine méditerranéo-montagnarde du groupe entier est fort probable. Aux Alpes, le *Senecio doronicum* appartiendrait alors à la branche méridionale de la flore arcto-tertiaire alpine de Diels (1910).

Chez l'*Arenaria grandiflora* (fig. 24) enfin, l'aire de la race tétraploïde est très disjointe (Sierra Nevada, Pyrénées orientales, Ventoux, Jura, Alpes austro-orientales, Sicile) et dans l'état actuel de nos connaissances sur cette espèce, nous ne pouvons interpréter la chorologie de ses races.

Ceci nous conduit à envisager un problème important du point de vue théorique, à savoir celle de l'origine mono- ou polytopique des races chromosomiques. Dans un travail avec Favarger (Favarger & Küpfer, 1969), nous avons rompu une lance en faveur du monotypisme des espèces, mais nous avons réservé le cas des races chromosomiques. Constatons tout d'abord que dans la majorité des groupes étudiés, l'aire du ou des polyploïdes étant continue, jouxtant l'aire des races diploïdes ou parfois cernée par ces dernières, l'origine monotypique est extrêmement probable. Toutefois, dans quelques cas particuliers, l'aire de la race ou des races polyploïdes étant disjointe, il devient impossible de postuler une origine monoto-

¹ Nous appelons diploïdes les plantes à $2n = 40$ bien que 20 ne représente sans doute qu'un nombre de base secondaire.

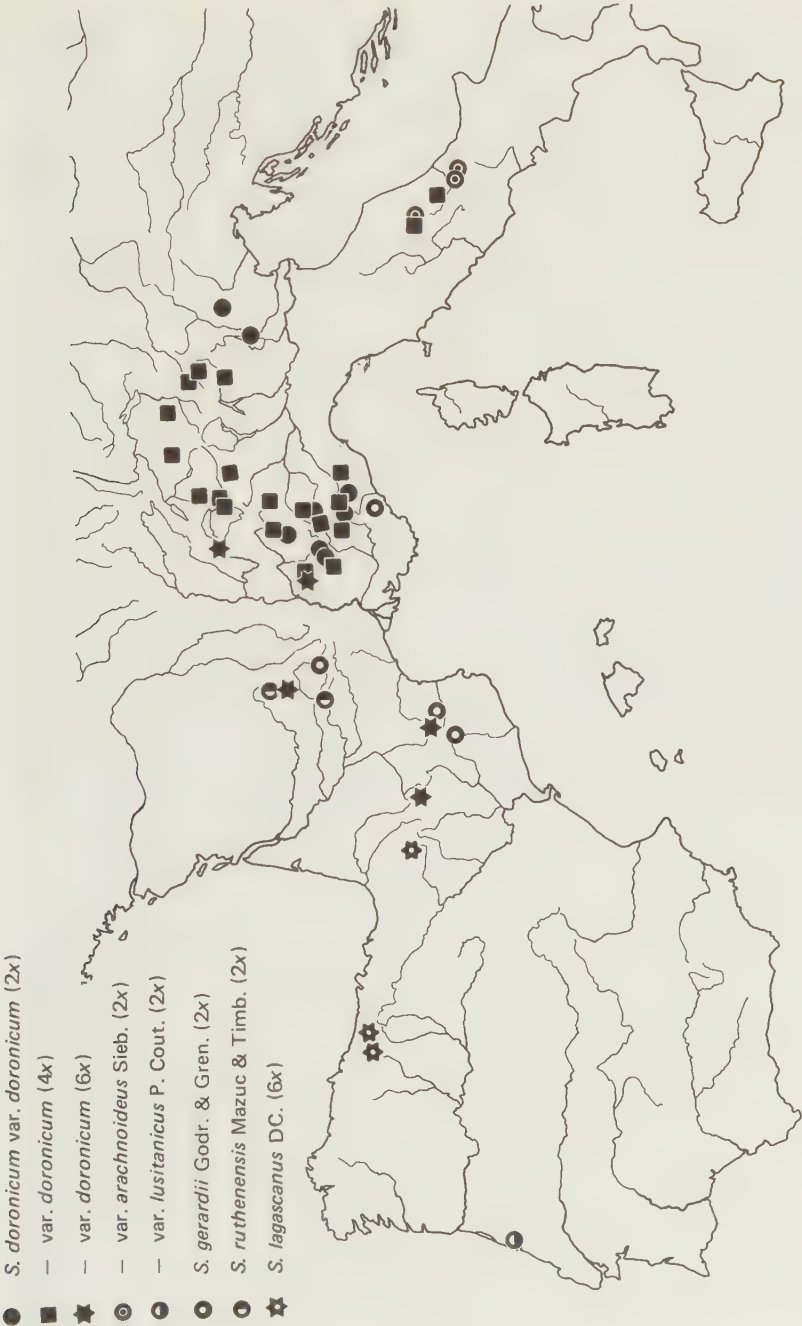


Fig. 56. — Distribution des races chromosomiques de l'espèce collective *Senecio doronicum* L.

pique sans recourir à un certain nombre d'hypothèses accessoires, impossibles à vérifier et très subjectives.

Chez le *Linum* gr. *perenne* L., Ockendon (1968, 1971) et nous-même avons observé que le subsp. *alpinum* diploïde (à pollen tricolpé) croissait dans les montagnes du sud de l'Europe et en particulier dans les Alpes et les Pyrénées, tandis que le subsp. *montanum* (Schleicher) Ockendon, tétraploïde (à pollen hexaporé), occupait le Jura méridional et la Bavière. Mais le subsp. *alpinum*, bien caractérisé par son pollen, possède également dans les Pyrénées centrales au moins deux populations tétraploïdes qui sont indiscernables des diploïdes par la morphologie du pollen. Si donc l'on envisage les tétraploïdes du *Linum perenne* dans leur ensemble, force sera de dire que leur origine est polytopique, étant nés indépendamment en deux régions distinctes (Alpes de Bavière et Jura d'une part, Pyrénées centrales d'autre part). Les sippes diploïdes et les processus impliqués dans la polyploïdisation ne furent pas identiques dans les deux foyers. En effet, le tétraploïde pyrénéen semble un autopolyploïde du subsp. *alpinum* alors que le subsp. *montanum* pourrait avoir une origine plus complexe, comme le montre son pollen hexaporé. A l'avenir, ces deux races déjà distinctes au départ ne feront que diverger, ce qui rend très improbable l'origine d'une espèce en deux points différents. Ainsi chez le *Linum perenne*, la valence tétraploïde seule a une origine polytopique et encore, elle ne résulte pas d'une évolution parallèle puisque la polyploïdisation n'a pas suivi la même voie dans les deux cas (autopolyploïdie de la sippe centro-pyrénéenne, allopolyplœidie probable chez le subsp. *montanum*).

Les cas des *Bupleurum ranunculoides* et *Ranunculus parnassifolius* sont tout à fait superposables au précédent. L'aire très disjointe de la race hexaploïde du *Bupleurum ranunculoides* n'est pas compatible avec une origine monotopique. En effet, on voit mal comment l'hexaploïde aurait pu passer du Jura central aux Picos de Europa sans laisser des témoins dans le Jura méridional, en Auvergne ou dans les Pyrénées. L'origine indépendante des populations préalpiennes et jurassiennes d'une part et cantabrique d'autre part, attestée par leur morphologie différente, ne fait donc pas de doute. Au sujet du *Ranunculus parnassifolius*, c'est un argument d'ordre écologique, soit les exigences édaphiques très strictes de l'espèce collective, qui nous amène à stipuler une origine polytopique des tétraploïdes, mais là encore les populations alpiennes et pyrénéennes ne sont pas rigoureusement identiques.

Quant au *Ranunculus plantagineus*, la population de Corse trouvée par Gamisans (1970) se rattache selon nos recherches, à la race tétraploïde¹ (subsp. *plantagineus*) dont elle a tout à fait la morphologie. Pour expliquer sa présence en Corse, il faut supposer ou bien que la polyploïdisation a été préglaciaire et que le polyploïde a émigré des Alpes en Corse avant la rupture des derniers ponts, ou bien que l'origine du tétraploïde en Corse et aux Alpes a eu lieu de façon polytopique. Remarquons ici que ce cas ressemblerait à celui du *Poa fontqueri* avec cette différence que chez ce dernier la race primitive tétraploïde ($2n = 28$) n'existe que dans les Alpes, alors qu'il n'est pas exclu qu'il y ait encore en Corse une ou deux populations diploïdes du *Ranunculus plantagineus* (subsp. *occidentalis*). Ce cas serait alors à rapprocher de celui des *Anthoxanthum odoratum* dont deux races (diploïde et décaploïde) coexistent en Corse (Löve & Löve, 1968). Pour le *Poa*

¹ Encore conviendra-t-il d'en apporter la preuve cytologique.

fontqueri, seule à notre avis une migration peut expliquer la présence du polypléide (octo- ou heptaploïde) dans les éboulis du Rotondo.

Quant aux races polypléides de l'*Arenaria grandiflora*, la seule manière plausible d'expliquer leur distribution erratique est d'admettre leur origine indépendante et cela en dépit de leur morphologie très semblable. Mais il ne s'agit ici que d'une race chromosomique peu ou pas distincte du type. Une fois le polytopisme admis, force est de reconnaître que la chorologie du complexe *A. grandiflora* ne tient pas du hasard. Si l'on fait abstraction des populations de Sicile et de Sierra Nevada, la répartition des deux races correspond en gros à une pseudovicariance australe-septentrionale. De plus, la présence du tétraploïde en Sicile n'a rien d'étonnant car d'autres espèces y sont représentées par des apoendémiques tels les *Petrorhagia saxifraga* (L.) Link var. *gasparrinii* (Guss.) Ball & Heywood (4x; Favarger, 1971a), *Astragalus siculus* Biv. (4x; Favarger, non publié) auxquels s'ajoute l'*Aethionema* gr. *saxatile* qui n'est pas à proprement parler un apoendémique puisqu'il est apparenté aux tétraploïdes largement répandus dans la Péninsule italique. De même, en Sierra Nevada, d'autres exemples de polypléides isolés sont connus, à savoir les *Silene boryi* (4x), *Saxifraga nevadensis* Boiss. ($n = 29$, Favarger & Küpfer, 1968), *Sempervivum nevadense* Wale ($n = 54$, Favarger & Zésiger in Tutin & al. 1968). Quant aux facteurs locaux qui ont favorisé la polypléidie dans ces deux régions, ils restent obscurs. Faut-il chercher une relation avec le volcanisme comme l'a imaginé Favarger (communication orale) dans le cas de la Sicile ou bien avec les glaciations plus sévères en Sierra Nevada que dans les autres chaînes bétiques, phénomène assorti d'échanges entre ces différents massifs? La question ne peut-être résolue sur une base aussi fragile.

En définitive, l'aire totale disjointe de certains polypléides nous amène à adopter l'hypothèse du polytopisme défendue par Briquet (1901), mais pour de simples races chromosomiques et non pour de véritables taxons. L'évolution cytologique brusque (polypléidisation), comparable à une simple mutation susceptible de se réaliser dans des populations éloignées, n'est qu'une étape de la microévolution. Les diploïdes impliqués dans la polypléidisation ne sont d'ailleurs pas toujours identiques aux deux foyers (ce qui est flagrant dans l'exemple du *Linum perenne*). Dans ce cas, les polypléides seront différents dès leur origine. Même s'ils sont identiques au départ, la spéciation graduelle, peut-être ralentie dans un premier temps par la valence chromosomique élevée, les amènera à diverger. Ainsi, l'évolution parallèle, si elle est vraisemblable pour le caryotype, du point de vue numérique et non pas structural, ne peut être admise sur le plan taxonomique. En effet, même en supposant que la sélection agisse de la même manière dans deux domaines (Alpes et Pyrénées) dont les facteurs climatiques et biotiques sont en définitive assez voisins et qu'elle corrige ainsi en partie le gradient initial de biotypes, la production indépendante de deux taxons identiques supposerait la réalisation indépendante, en deux régions distinctes, de nombreux événements aléatoires équivalents (mutations, modifications structurales), ce qui est hautement improbable.

Les différents types de distribution que nous venons de discuter démontrent clairement que la répartition des races chromosomiques ne relève pas du hasard. Cette observation confirme le rôle négligeable de la zoochorie et de l'anémochorie, hormis chez les espèces, au reste peu nombreuses, qui offrent une adaptation spéciale (fruits de certaines Borraginacées, Rubiacées ou Composées). Ainsi, la dissémination accidentelle par les animaux ou le vent n'a sans doute pas contribué

beaucoup à modeler les aires des races chromosomiques et n'est pas responsable des migrations "par sauts" à longue distance. Le recours à un tel phénomène pour expliquer les aires disjointes des races polyploïdes de l'*Arenaria grandiflora*, du *Poa fontqueri* ou de l'*Anthyllis montana* serait en tout cas infondé. Notons que parmi les espèces étudiées ici, beaucoup possèdent des diaspores lourdes et dépourvues de tout appareil d'accrochage ou de vol (*Festuca paniculata*, *Ranunculus* sp., *Anthyllis montana*, *Bupleurum ranunculoides*, etc.), raison de plus pour ne pas rapporter les quelques cas de distributions erratiques à la zoochorie ou à l'anémochorie.

Cytogéographie, écologie et polyploïdisation

Avant de chercher à tirer parti de nos résultats pour éclairer les relations entre les flores alpine et pyrénéenne, une réflexion s'impose. La distribution des races chromosomiques est-elle liée à des causes climatiques ou édaphiques actuelles? ou bien exige-t-elle pour être comprise un recours au passé et a-t-elle de ce fait une importance en géobotanique historique? Enfin, la réponse à ces questions permet-elle d'appréhender les processus impliqués dans le succès des races chromosomiques et la formation d'aires nouvelles?

Un élément qui ne ressort qu'imparfaitement du tableau 10 est l'existence de régions privilégiées quant à la proportion de diploïdes. Dans les Alpes, il s'agit non seulement des Alpes occidentales, phénomène illustré par les nombreux cas de pseudo-vicariance occidentale-orientale, mais de la plupart des massifs marginaux qui ceinturent la chaîne par le sud, des Préalpes austro-occidentales françaises et ligures aux Alpes orientales. Dans les Pyrénées, le schéma est le même à la différence près qu'ici le principal domaine réservé au diploïde est oriental. La plus haute fréquence de diploïdes s'observe ainsi sur un arc de cercle, partiellement interrompu au niveau du Tozal de Guara, qui des Pyrénées orientales, passe sur le versant méridional (Prépyrénées aragonaises) pour atteindre l'extrémité occidentale.

A noter que ces régions sont précisément les plus riches en endémiques à aire étroite (pour les Pyrénées: *Xatartia scabra*, *Borderea chouardii*, *Silene borderi*, diverses espèces de *Petrocoptis*, etc.).

Facteurs écologiques

La répartition préférentielle des sippes diploïdes sur les massifs méridionaux témoigne-t-elle des exigences hydriques, thermiques ou édaphiques plus strictes des taxons à basse valence chromosomique? ou dépend-elle de circonstances historiques?

Dans certains complexes de la flore planitiaire, les auteurs qui les ont étudiés s'efforcent d'expliquer les distributions par des causes écologiques. Par exemple, Guinochet (1946), puis Löwqvist (1956) ont fait observer que les races du *Cardamine pratensis* L. étaient sélectionnées par l'humidité du biotope, les plus hauts polyploïdes se rencontrant dans les stations les plus humides. De son côté, Durand

(1962) a tenté de rapporter la distribution en Espagne des races du complexe *Mercurialis annua* aux diverses formes du climat méditerranéen distinguées par Emberger (1942).

Abstraction faite de cas particuliers, de telles relations ne se dégagent pas de nos études. Certes, dans les populations pyrénéo-cévenoles du *Festuca paniculata*, on observe que le var. *paniculata* est un diploïde silicicole alors que le var. *fallax* est hexaploïde et calcicole. Cependant la relation n'a pas été vérifiée dans la chaîne cantabrique où le diploïde se trouve aussi sur calcaire. Un cas similaire, malheureusement insuffisamment documenté concerne le *Jasione humilis* Loisel. Sa forme la plus répandue (hexaploïde) croît sur silice (Sierra Nevada, chaîne cantabrique, Pyrénées, Auvergne), mais deux populations calcicoles du nord de l'Espagne (Pa., Peña Redonda; Hu., Turbon) se sont révélées octoploïdes (Küpfer, non publié).

La nature de la roche mère n'est toutefois pas seule en cause. Ainsi dans les Abruzzes, les var. *doronicum*, tétraploïde, et *arachnoideus*, diploïde, du *Senecio doronicum* végètent à quelques mètres de distance l'un de l'autre, mais ils ne participent pas au même groupement. Le var. *arachnoideus* est inféodé étroitement aux pelouses fermées, de faible extension, à *Brachypodium pinnatum* (L.) P. B. qui sont le plus souvent cernées par des formations ouvertes, établies sur des rocailles calcaires où croît exclusivement la sippe tétraploïde.¹ Cette remarque nous amène à évoquer la question des exigences biotiques relatives des polyploïdes et des diploïdes. Existe-t-il une corrélation entre la valence chromosomique d'un taxon et le degré de recouvrement des groupements qui l'abritent? Dans le domaine étudié ici, la réponse est négative. Cependant, comme cela a déjà été remarqué ailleurs, la forme polyploïde est en général plus agressive et entre avec une fréquence plus élevée dans la composition floristique d'associations plus ou moins synanthopiques: pelouses mésophiles amendées, végétation des talus en voie de colonisation, etc. (*Lotus corniculatus* s.l., *Silene ciliata* s.l., *Veronica teucrium* s.l., *Jasione levis* s.l.). Au Picos de Europa en particulier, les formes tétraploïdes des *Silene ciliata* et *Jasione levis* marquent une préférence pour les groupements fermés alors que leurs diploïdes sont relégués dans les stations rocheuses. La relation est loin d'être absolue. Dans le cas du *Senecio doronicum*, c'est le var. *arachnoideus*, diploïde, qui s'intègre au groupement le plus fermé. De même, dans le complexe du *Festuca paniculata*, la race hexaploïde par son caractère basophile est amenée à participer avec une plus grande fréquence aux formations ouvertes.

D'une manière générale pourtant, les facteurs édaphiques ne semblent avoir joué qu'un rôle négligeable dans la formation des races polyploïdes. Il convient aussi d'insister sur le fait que, dans la plupart des cas où l'on peut observer dans les flores orophiles une vicariance du type calcicole-calcifuge, ce phénomène semble lié à une spéciation graduelle et non à une spéciation brusque. Il s'agit ainsi de vicariants vrais au sens où l'entend Löve (1954).² C'est une observation qu'avait déjà faite Favarger (1950) pour la flore alpine. Dans les Pyrénées, l'exemple le plus démonstratif est le couple des *Ranunculus parnassifolius* subsp. *parnassifo-*

¹ Dans le cas particulier, il ne faut cependant pas déduire que le changement de besoins écologiques a accompagné la polyploïdisation, car le tétraploïde centro-italien ne dérive pas du var. *arachnoideus* diploïde, mais représente plus vraisemblablement une irradiation alpine.

² Les cytotaxonomistes actuels distinguent à la suite de Löve (l.c.) des vicariants vrais qui ont toujours le même nombre de chromosomes et des pseudo-vicariants qui diffèrent par leur valence chromosomique (spéciation brusque).

lius, diploïde silicicole, et subsp. *favargerii*, diploïde calcicole. Dans ce cas, la spéciation graduelle, qui a conduit à la vicariance calcicole-calcifuge, a précédé la polyploïdie (subsp. *heterocarpus*: 4x, 5x) qui est sans aucun doute indépendante du facteur édaphique.

On pourrait aussi attribuer certains types de distribution aux différences entre le climat actuel plus méditerranéen des Pyrénées orientales et celui plus voisin de l'Europe centrale des Pyrénées centrales ou encore, dans les Alpes, aux différences entre le climat des Alpes maritimes et celui des Alpes centrales. Toutefois, dans la plupart des cas, il n'y a pas superposition entre les cartes de distribution et les cartes climatiques. On ne voit pas pour quelle raison par exemple, le *Minuartia sedoides* tétraploïde croît à la fois dans les Préalpes septentrionales très humides et dans les Pyrénées orientales beaucoup plus sèches, alors que sur les sommets bordant la profonde dépression du Valais, seuls végètent les diploïdes. Nous pourrions multiplier les exemples. Le seul fait chorologique qui ressort de nos cartes de distribution et qui cadre avec les données climatiques est le prolongement de l'aire des diploïdes des Pyrénées orientales sur le versant aragonais de la chaîne, à climat plus chaud et plus sec que le versant nord soumis au régime atlantique. Sur le front nord des Pyrénées, les races polyploïdes s'avancent en général jusqu'en Ariège, touchant à la limite entre les domaines atlantique et méditerranéen (*Ranunculus parnassifolius* subsp. *heterocarpus*, *Anthyllis montana*, *Bupleurum ranunculoides*, etc.) Cependant, comme la répartition des climats lors des différentes phases pluviales et interpluviales quaternaires était sans doute la même qu'aujourd'hui, seules les moyennes étant partout plus fraîches ou plus douces, il est à nouveau difficile de faire la part du facteur climatique actuel. Les diploïdes se localisent-ils sur le versant aragonais parce qu'ils y trouvent aujourd'hui des conditions plus propices à leur développement que sur le versant nord? ou est-ce parce qu'ils ont pu endurer les glaciations sur place alors qu'ils étaient éliminés ailleurs? La question reste ouverte. Cependant, comme l'a fait remarquer Favarger (1967), les polyploïdes étant plus récents que les diploïdes, cet élément d'historicité s'applique mal à une différenciation due à des contrastes climatiques actuels, qui selon nous devrait revêtir un caractère de spéciation lente (ou graduelle). Enfin, comme la naissance d'un taxon est un phénomène très lent, exigeant pour se produire au moins quelques dizaines de milliers d'années, on voit que ce ne sont pas les climats actuels qui ont modelé les aires des races ou sous-espèces de diverses valences chromosomiques, mais bien les climats anciens et leurs vicissitudes, ce qui nous ramène à un phénomène historique.

Facteurs historiques

Les distributions des races chromosomiques ne pouvant être expliquées par les facteurs écologiques, force est d'admettre que c'est à un facteur historique, en l'occurrence les refroidissements successifs du Quaternaire, qu'est imputable la modification des aires primitives des orophytes diploïdes qui ont persisté dans les seules régions épargnées ou s'y sont repliés. Cette observation n'est pas nouvelle, mais elle nous amène à aborder une question plus controversée. En effet, si l'on s'accorde généralement pour reconnaître les incidences négatives des glaciations sur la flore orophile (morcellement des aires, extinction probable d'espèces), les

avis demeurent partagés lorsqu'il s'agit d'évaluer leur rôle dans la formation des polyploïdes et de préciser où la polyploïdie est intervenue.

Lorsque les premières statistiques de polyploïdes furent établies sur diverses régions d'Europe et que Tischler (1936) entre autres démontra l'existence d'un gradient de polyploïdie croissant du sud au nord, le taux élevé de polyploïdes fut imputé aux conditions climatiques plus sévères des régions septentrionales et en particulier aux basses températures moyennes. Les polyploïdes étaient présentés en quelque sorte comme plus résistants au froid. En extrapolant cette hypothèse aux régions montagneuses, une haute fréquence de polyploïdes pouvait être attendue à l'étage alpin. Or, Favarger (1957) établit au contraire que de nombreux complexes de la flore alpine étaient représentés aux altitudes élevées par des sippes diploïdes alors que leurs taxons planitiaires correspondants offraient une valence plus élevée. Cependant, les nombreux travaux relatifs à la flore des Alpes et nos propres recherches sur le domaine pyrénéo-alpin montrent que le rôle de la polyploïdie n'est pas négligeable dans les deux chaînes et que la pseudo-vicariance n'est pas toujours du type alpino-planitiaire.

Nous avons vu plus haut qu'une dizaine d'espèces étaient représentées dans les Pyrénées centrales par des races polyploïdes alors que leurs populations plus marginales étaient restées diploïdes. Nous avons tenté d'expliquer ce phénomène par un effet plus drastique sur la flore des glaciers centro-pyrénéens. Faut-il entendre par là que si nous réfutons le rôle actuel du froid comme agent de la polyploïdie, nous admettons qu'il a été déterminant lors des glaciations? Cette hypothèse serait bien peu vraisemblable, car il n'y a aucune raison de penser que la réponse d'un organisme aux basses températures a pu varier dans le temps. D'autre part, les modifications climatiques successives ont provoqué une lente translation des étages de végétation qui a permis aux orophytes de s'affranchir de l'oscillation des températures moyennes. En réalité, les conditions décisives pour la flore ne furent pas tant d'ordre climatique que biotique, à savoir la mise en contact, lors des crues glaciaires, de populations jusque là isolées et leur hybridation, ainsi que la libération, lors du retrait des glaciers, de territoires dévégétalisés ouverts aux taxons les plus conquérants.

Genèse et fixation des polyploïdes

Polyploïdes occasionnels

Parmi les différents processus invoqués pour expliquer l'origine des polyploïdes, celui qui est le plus fréquemment avancé fait intervenir des gamètes non réduits. Or, si la production accidentelle de microspores non réduites paraît constante,¹ leur fréquence reste en général très basse dans notre matériel, bien inférieure à 1% chez les diploïdes à méiose régulière. En admettant qu'un phénomène identique

¹ Nombre des observations de microspores non réduites que nous avons à notre actif sont fortuites, mais nous croyons qu'une recherche systématique permettrait de les déceler chez toutes les espèces

affecte la mégasporogénèse et que la conjugaison de deux gamètes non réduits soit indispensable à la production de zygotes polypléides, ceux-ci ne se présenteraient qu'exceptionnellement. Toutefois, cette dernière condition n'est peut-être pas nécessaire. Ainsi I. Hedberg (1970) a observé dans la descendance d'hybrides triploïdes naturels de l'*Anthoxanthum odoratum* s.l. un certain nombre d'individus tétraploïdes. Un tel processus pourrait contribuer à relever dans une légère mesure la fréquence des polypléides, qui sera encore fonction du taux, en général faible, des graines susceptibles de germer et de former une plante adulte.

La situation des polypléides occasionnels au sein d'une large population diploïde est comparable à celle d'un immigrant représenté par un très petit nombre d'individus dans un groupement stable. D'après Runemark (1969) de tels immigrants sont exposés à disparaître même s'ils possèdent une compétitivité égale ou légèrement supérieure à celle des espèces indigènes.¹ Ainsi, tout porte à croire que si les polypléides occasionnels ne sont pas éliminés, du moins leur proportion restera très faible, bien inférieure au taux des gamètes non réduits. Il n'est donc pas surprenant que nos observations de polypléides isolés soient très peu nombreuses, en dépit d'un échantillonnage assez large (plusieurs individus prélevés dans près de 2000 populations). En fait, seuls les *Crocus albiflorus* et *Potentilla brauniana*² Hoppe, qui a notre connaissance n'ont pas différenciés de véritables races polypléides (euploïdes), ont présenté un individu tétraploïde dans une seule de leurs populations diploïdes.

Si dans les conditions normales, la probabilité qu'un polypléide occasionnel supplante un taxon diploïde est minime, voire nulle, ses chances de succès sont accrues lorsqu'il prend naissance dans une petite population. Etudiant le rôle des petites communautés dans les processus de la microévolution, Runemark (1969, 1970) a montré qu'un taxon représenté par un petit nombre d'individus dans une station isolée encourait un risque élevé d'élimination, autant par la variation aléatoire du nombre de descendants de chaque individu (cf. note infrapaginale 1 ci-dessous) que par l'altération de sa fertilité due à l'accumulation de combinaisons géniques léthales, liées aux modifications structurales. Abstraction faite du taux de gamètes non réduits, la probabilité qu'un polypléide occasionnel naisse dans une telle population, qui est proportionnelle au nombre total d'individus, sera donc très basse. De plus, le polypléide s'il parvient à se former sera exposé, au même titre que le diploïde, aux aléas de sa descendance. En revanche, la probabilité qu'il supplante les individus diploïdes est considérablement plus élevée que dans de grandes populations. En effet, le caryotype diploïde, altéré par les modifications structurales, se trouve en quelque sorte rééquilibré chez le polypléide par le doublement de la valence chromosomique. Un tel processus pourrait expliquer l'existence, rare il est vrai, de polypléides très localisés dans des régions où de toute

¹ Les conclusions de l'auteur suédois reposent sur l'observation que dans une grande population si le nombre total d'individus ne subit pas de modifications notables, les fréquences attendues des descendants de chaque individu, qui obéissent aux lois du hasard, varient considérablement. Ainsi la probabilité que la descendance d'un individu soit nulle lors de la génération suivante est supérieure à $1/3$. Cette éventualité est évidemment compensée dans une large population par le cas des individus qui présentent deux descendants ou plus.

² L'unique individu du *Potentilla brauniana* fixé au Pic de Casamanya en 1967 avait été trouvé tétraploïde (Küpfer, 1968) alors que des comptages réalisés l'année suivante sur plusieurs autres individus de la même population ont tous révélé un nombre chromosomique diploïde (cf. tableau 1).

évidence, on ne peut invoquer le mélange de flores (île, massif isolé, nunatak). Ainsi, certains apomédiques du Ventoux, tel le *Silene graminea* tétraploïde dont le correspondant diploïde le plus proche se trouve aux Alpes apuanes, ont peut-être pris naissance sur place. Il en est sans doute de même de l'*Anthoxanthum odoratum* décaploïde en Corse (Löve & Löve, 1968), à la différence près que là le diploïde existe encore.

Taxons polyploïdes

La naissance d'une véritable race polyploïde offrant une aire propre procède de toute évidence d'un phénomène analogue à celui évoqué dans la polyploïdie sporadique sauf que la polyploïdisation au lieu d'être accidentelle intéresse l'ensemble d'une population. Il faut donc admettre que dans certaines populations naturelles le taux de gamètes non réduits est susceptible d'augmenter sous la dépendance d'un facteur externe (essentiellement climatique) ou interne (génétique).

Nous avons déjà vu que les basses températures ne sauraient être retenues comme agent direct de la polyploïdie puisque celle-ci n'est pas généralisée aux étages supérieurs des régions montagneuses. Il est d'ailleurs logique de penser qu'un gel tardif ou de larges écarts nycthémeraux de température, qui comptent parmi les caractéristiques constantes du climat alpin et ne furent pas l'apanage des glaciations, perturbent plus la méiose que la lente altération des températures moyennes, estimées à $1/2$ degré par siècle. De plus, à altitude égale, aucune corrélation n'existe entre la valence chromosomique d'un taxon et ses exigences thermiques. Les polyploïdes s'observent autant dans des stations abritées que sur les crêtes ou les parois rocheuses soumises à des températures sévères. Le gel n'est d'ailleurs pas seul en cause. La régularité de la méiose peut être encore compromise par un défaut de turgescence du tissu sporogène imputable à un déficit hydrique. Il est cependant facile de démontrer que la polyploïdie est indépendante du facteur hydrique. En effet, les diploïdes ne sont pas distribués dans les régions les plus arrosées en période de végétation, tant s'en faut. De même, il nous paraît vain de chercher un lien entre la polyploïdie et le parasitisme, car les insectes ou les microcètes stérilisent plus la plante hôte qu'ils n'en modifient la gamétogenèse. Reste à envisager les facteurs internes.

Le rôle des hybridations comme agent de la polyploïdie, souligné par maints auteurs, a été particulièrement mis en relief par Stebbins (1950, 1959, 1969, 1971) qui a insisté sur la portée générale du phénomène. De multiples preuves expérimentales sont venues confirmer le point de vue de l'auteur américain, mais la démonstration de la relation entre les hybridations, la production de gamètes non réduits et l'élévation de la valence chromosomique chez les populations naturelles s'est heurtée à la difficulté de trouver des exemples où la polyploïdisation est encore dans sa phase inchoative. Ainsi les éléments qui permettraient d'affirmer que le redoublement du nombre chromosomique a bien suivi l'hybridation et ne l'a pas précédée font le plus souvent défaut. Dans ce contexte, il ne nous paraît pas inutile de signaler dans notre matériel deux cas chez lesquels la production relativement importante de microspores non réduites est liée de toute évidence à des croisements.

En effet, chez le *Crocus albiflorus* et chez diverses sippes de Saxifrages du grex *Exarato-moschatae*, nous avons observé des fréquences élevées comprises entre 1 et

10% de microspores non réduites. Chez la première espèce, le phénomène était concomitant d'une grande variabilité du caryotype. Tous les individus diploïdes dont nous avons étudié les mitoses somatiques offraient des caryotypes asymétriques et pouvaient être considérés comme des hybrides structuraux. Chez les Saxifrages (Küpfer, non publié), seuls les individus hybridogènes, au reste très fréquents dans les Pyrénées, produisaient une forte proportion de microspores non réduites alors que la microsporogenèse des espèces parentales pures était régulière. A la différence du *Crocus*, les croisements n'intéressaient pas ici des individus différant seulement par la structure des chromosomes, mais de véritables taxons, distincts par leur morphologie et leur nombre chromosomique. Remarquons encore que chez le *Crocus*, en dépit d'un échantillonnage restreint, un individu tétraploïde a été trouvé dans une population diploïde, alors que chez les Saxifrages, plusieurs sippes affines des *Saxifraga moschata* et *S. pubescens*, tel le *S. fastigiata* (Küpfer, non publié), se sont révélées polyploïdes.

Dans notre matériel, d'autres exemples attestent le rôle des hybridation dans la genèse des sippes polyploïdes, sans pour autant que l'on puisse affirmer que la fusion de gamètes non réduits a bien suivi les croisements. Ainsi, l'unique population hexaploïde du *Silene boryi*, décelée jusqu'ici, se trouve dans le secteur où les aires des sippes diploïde et tétraploïde sont contiguës; son origine hybride est indiscutable. De même, l'existence d'une race heptaploïde du *Poa cenisia* s.l. et d'individus pentaploïdes du *Ranunculus parnassifolius* ne peut être expliquée sans imaginer des croisements impliquant différentes races chromosomiques. Enfin, chez le *Saxifraga androsacea*, la série de valences zygotiques (6x, 8x, 14x, 20x) démontre clairement qu'elle procède d'hybridations, suivies du redoublement du nombre chromosomique, à partir des sippes primitives à $2n = 66$ (6x) et $2n = 88$ (8x) [fig. 57].

Il convient de rappeler ici que la polyploïdisation n'a pas toujours été rapportée à des phénomènes sexuels (hybridation, fusion de gamètes non réduits). D'autres hypothèses ont été invoquées, telles que l'endopolyploïdie de tissus ovulaires ou de secteurs de racine, associée alors au drageonnement. En admettant un tel processus, il paraît plus difficile de trouver une relation entre l'origine des races chromosomiques et leur distribution géographique. Comment expliquer par exemple que la polyploïdie chez les trois *Silene* de la section *Auriculatae* (p. 113 et sq.) soit intervenue principalement dans les populations septentrionales (phénomène illustré par la pseudo-vicariance australe-septentrionale des *S. boryi* et *S. graminea*¹) quand bien même le drageonnement intéresse tout autant les populations méridionales. Il serait alors nécessaire d'admettre comme hypothèse accessoire que lors des glaciations le raccourcissement de la période de végétation dans les stations les moins favorables aurait amené ces plantes à se multiplier essentiellement par drageons. Il suffisait alors qu'un bourgeon se forme aux dépens d'un secteur polyploïde d'une racine pour qu'un axe stérile, puis des individus polyploïdes complets soient produits. Dans la partie méridionale de l'aire en revanche, la valence diploïde aurait été maintenue grâce aux conditions climatiques moins sévères qui permirent aux plantes de conserver leur reproduction sexuelle normale. Cette explication, vraie peut-être dans certains groupes, nous paraît cependant moins susceptible d'être généralisée que les processus impliquant des hybridations.

¹ Rappelons que dans le cas du *Silene vallesia*, le diploïde n'a été trouvé qu'en une seule station savoyarde et que sa distribution générale reste à préciser.

S'il paraît établi que des hybridations sont à l'origine de bien des cas de polyploïdisation, la naissance d'un véritable taxon polyploïde dépendra avant tout de sa compétitivité. D'après Stebbins (1971) qui appuie son argumentation sur des exemples empruntés aux Monocotylédones, un individu polyploïde isolé ou à plus forte raison un groupe d'individus aura de sérieuses chances de constituer une véritable

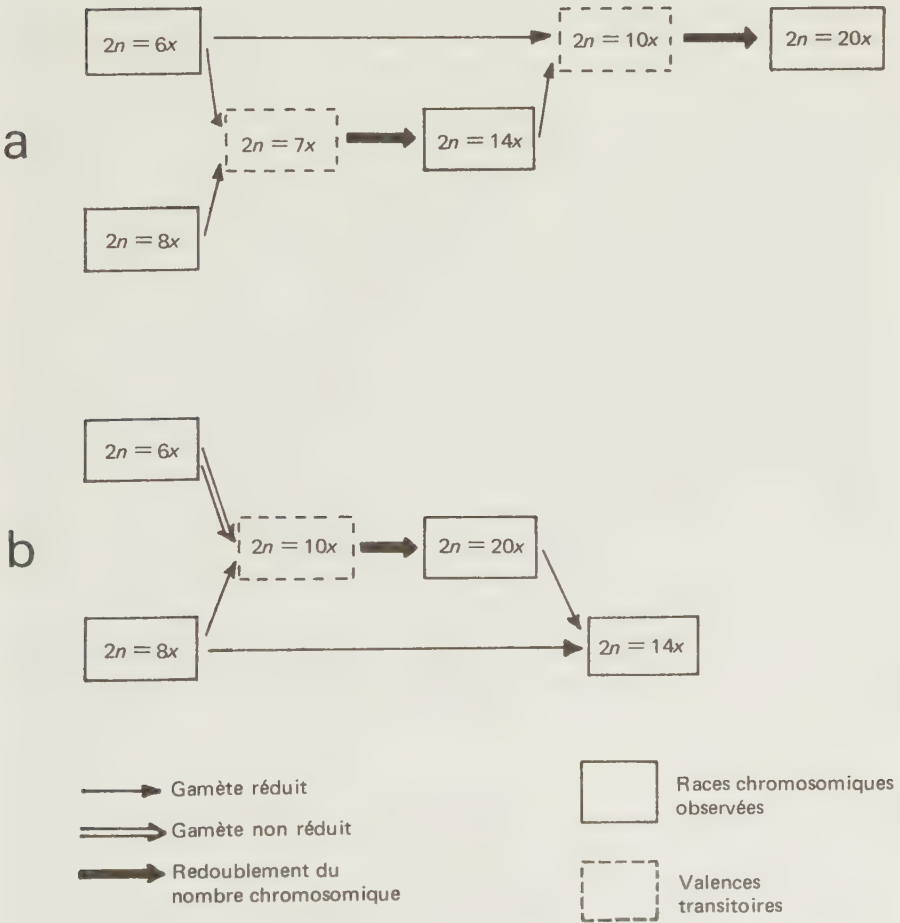


Fig. 57 – Essais de phylogénie des races chromosomiques du *Saxifraga androsacea* L.

population s'il est vivace et doué d'un fort pouvoir de multiplication végétative. Il oppose ainsi dans le genre *Agropyron* les espèces cespiteuses ou annuelles restées diploïdes aux taxons rhizomateux tous polyploïdes. Nos résultats ne se prêtent guère à évaluer la relation entre la pérennité des espèces et la polyploïdie, qui de toute façon paraît bien établie. En effet, aux étages subalpin et alpin, les taxons annuels et pluriannuels ne représentent qu'une infime partie de la flore. Notre matériel consiste donc essentiellement en espèces vivaces. Remarquons ainsi que dans notre dition sur les 40 complexes affectés par la polyploïdie, seul l'*Aethionema saxatile* est pluriannuel; toutes les autres espèces sont vivaces.

Plus intéressantes sont les considérations sur l'importance de la multiplication végétative chez les polyploïdes. Il convient de se souvenir que dans nos exemples nous connaissons le diploïde correspondant de chaque polyploïde. Or, les sippes polyploïdes offrent sans aucune exception le même type biologique que les diploïdes dont ils sont issus. Ainsi par exemple, la multiplication végétative des races diploïdes des *Silene boryi*, *Cerastium arvense* ou *Veronica bellidioides* paraît tout aussi efficace que celle de leurs polyploïdes respectifs. Mentionnons encore que dans la section *Fruticulosae* du genre *Silene*, la polyploïdie affecte autant les *S. ciliata* et *S. legionensis* dépourvus de stolons que le *S. graefferi* drageonnant. Sur la base de nos résultats, nous ne pouvons donc pas mettre en parallèle l'élévation de la valence chromosomique et l'acquisition de la multiplication végétative. En revanche, force est de reconnaître que chez une proportion importante de complexes polyploïdes, la multiplication est assurée autant par voie végétative que par voie sexuelle. En effet, dans notre matériel, les 8 Monocotylédones se reproduisent toutes par voie végétative (par stolons ou division de la souche, mais exceptionnellement aussi par bulbilles), à des degrés divers il est vrai. Chez les Dicotylédones, sur 32 espèces collectives, 8 produisent des drageons ou des stolons épigés: *Silene boryi*, *S. graminea*, *S. vallesia*, *S. graefferi*, *Cerastium arvense*, *Lotus corniculatus*, *Sempervivum arachnoideum* (pour cette dernière espèce, voir Favarger 1972d), *Veronica bellidioides*. Chez 4 autres espèces, les souches rhizomateuses se ramifient d'où formation de larges touffes: *Bupleurum ranunculoides*, *Veronica teucrium*, *Jasione levis*, *Senecio doronicum*. Enfin, il est encore possible de leur rapprocher les *Ranunculus parnassifolius* et *Ranunculus plantagineus*, dont la souche peut se diviser, et les nombreuses espèces à rejets stériles radicans: *Minuartia sedoides*, *Paronychia kapela* subsp. *serpyllifolia*, *Tanacetum alpinum*, etc.

En définitive, si la multiplication végétative, très fréquente chez les complexes que nous avons étudiés, n'est pas l'apanage des sippes polyploïdes, elle a favorisé incontestablement leur fixation et leur expansion.

Différenciation des sippes diploïdes; foyers de polyploïdisation

Si l'on admet que les hybridations ont été le catalyseur de la polyploïdisation, le phénomène initial fut la différenciation d'une espèce largement répandue en sippes vicariantes. Celle-ci a été rendue possible par la distribution très discontinue des orophytes alpins. Même une espèce considérée aujourd'hui comme panalpine ne constitue pas un syngaméon, mais son aire totale résulte de la somme de nombreuses populations de dimension variable, dont le degré d'isolement est fonction

de ses exigences écologiques.¹ Ainsi, chez les espèces à écologie stricte (rupicoles exclusifs, espèces d'éboulis tel le *Ranunculus parnassifolius*, etc.), chaque colonie ou groupe de populations, lorsqu'elles sont suffisamment rapprochées pour se trouver dans le rayon d'action des agents pollinisateurs, forme un petit syngaméon indépendant qui subira une évolution graduelle. Même lorsque l'amplitude écologique d'un taxon est plus large (*Minuartia sedoides*), le brassage des gènes n'intéressera sans doute pas l'ensemble des populations et n'empêchera pas toute évolution divergente. Ainsi les populations situées aux extrémités de l'aire différeront insensiblement par certaines combinaisons géniques. Le degré de différenciation des races géographiques impliquées dans les croisements devait d'ailleurs être faible, comme l'atteste la grande ressemblance des différentes races diploïdes et polyploïdes d'un même groupe complexe (dans notre matériel tout au moins) ainsi que par la fréquence des multivalents chez les sippes polyploïdes.

Les facteurs historiques qui ont permis les échanges de flores, et partant les croisements, diffèrent suivant le domaine envisagé. Dans notre dition, il s'agit essentiellement des fluctuations climatiques alors que dans un archipel c'est la succession des phases géocratiques et des transgressions marines qui en est responsable. Ainsi dans le domaine pyrénéo-alpien, si l'hypothèse qui rapporte la polyploïdie à des hybridations entre sippes affines lors des glaciations est fondée, une fréquence maximale de polyploïdes doit être attendue dans tous les territoires où les échanges de flores furent particulièrement intenses et là où la destruction de la flore par les glaciers fut la plus sévère. En revanche, sur les nunatak, c'est-à-dire sur des versants qui grâce à leur topographie particulière et à leur exposition favorable restèrent libres de neige alors que les piémonts étaient recouverts de glace, les sippes diploïdes purent subsister car elles furent préservées de l'arrivée des immigrants, sauf peut-être lors du retrait des glaciers.² Les nunatak, sur lesquels les plantes bénéficiaient en quelque sorte des mêmes avantages que les flores insulaires, ne furent donc pas des massifs refuges — le terme sous-entend une migration —, mais des régions conservatrices de la composante la plus résistante de la flore autochtone. Les polyploïdes prirent naissance sur le front des glaciers et dans les massifs refuges d'où ils gagnèrent d'autres chaînes et, lors du réchauffement, les territoires abandonnés par les glaciers.

L'exemple du Ventoux, en tant que massif refuge, est particulièrement suggestif. A notre sens, l'originalité de sa flore tient à la persistance d'une partie de la flore autochtone (*Helictotrichon setaceum*, *Poa cenisia* à $2n = 28$, *Biscutella* gr. *laevigata* diploïde, *Iberis candolleana*, etc.), à un enrichissement probable en espèces allochtones (*Arenaria grandiflora*, 4x; *Anthyllis montana*, 4x; etc.) dont le nombre ne peut être apprécié aujourd'hui et enfin à la genèse de sippes nouvelles, polyploïdes, nées d'un croisement entre sippes immigrées et indigènes affines. A ces dernières appartiennent sans doute le *Trisetum distichophyllum* hexaploïde (il est tétraploïde dans la plus grande partie des Alpes austro-occidentales; Beuret, 1974) ainsi que le *Paronychia kapela* subsp. *galloprovincialis*, hexaploïde alors que les formes apparentées au subsp. *serpyllifolia* sont tétraploïdes sur la chaîne alpine principale. Pour deux autres espèces (*Silene graminea*, 4x, et *Alyssum cuneifolium*,

¹ Pour autant que la biologie florale de l'espèce en question autorise l'allogamie.

² Lors du réchauffement postglaciaire, on ne peut exclure en effet la remontée de quelques immigrants (diploïdes ou polyploïdes) qui auraient pu alors se croiser avec les diploïdes correspondants restés sur les nunatak, d'où la formation de polyploïdes localisés.

6x), il est difficile de savoir si elles représentent un apoendémisme ou témoignent d'un enrichissement allogène.

Afin d'illustrer les hypothèses ci-dessus, nous donnerons encore quelques exemples:

- Le *Minuartia sedoides* (fig. 27) devait être à l'origine un endémique panalpin ou une espèce alpino-carpathique.¹ Par spéciation graduelle, imputable à l'isolement relatif des populations, il s'est scindé en races géographiques différant probablement par la structure de leurs chromosomes. Lors des crues glaciaires, les races diploïdes persistèrent sur les nunatak méridionaux des Alpes occidentales ainsi que des Alpes orientales (Dolomites, Alpes carniques) et, d'autre part, furent refoulées sur le front des glaciers. En revanche, elles furent éliminées des nunatak des Préalpes septentrionales et orientales soumis à un climat beaucoup plus sévère. Sur le versant nord des Alpes, le développement considérable des moraines facilita l'extension latérale des différentes sippes dont les aires finirent par se recouper ce qui permit les croisements et partant la polypléidisation. Comme les hybridations se produisirent entre des races géographiques et non entre des écotypes,² elles n'ont pas été favorisées par la variété des conditions écologiques des régions périphériques mais plutôt par leur uniformité qui facilita les échanges. Sur le versant sud au contraire, les populations diploïdes restèrent isolées en raison de conditions différentes (moraines discontinues, climat plus chaud vu l'altitude plus basse et la situation méridionale). Lors du réchauffement, les tétraploïdes suivirent le retrait des glaciers et colonisèrent toute la chaîne septentrionale. Les diploïdes restés sur les nunatak reprirent une partie du terrain perdu et s'installèrent sur les massifs méridionaux. La progression des deux races fut freinée lorsque leurs aires respectives devinrent contiguës. Depuis lors, leur limite s'est stabilisée ou du moins n'évolue-t-elle que très lentement. Le fait que la polypléidisation intervint sur le front des glaciers a permis l'extension de l'espèce collective vers les Pyrénées et vers l'Ecosse où seule est représentée la sippe polypléide.

En règle générale, chaque fois que les diploïdes ont persisté sur tous les nunatak méridionaux (orientaux et occidentaux), la distribution des deux races répond à la pseudo-vicariance australe-septentrionale (cas du *Minuartia sedoides*). En revanche, lorsque le diploïde ne s'est maintenu qu'à l'extrémité occidentale de la chaîne, la pseudo-vicariance est du type occidental-oriental (*Ranunculus plantagineus*, etc.).

- Il est intéressant de noter que les données cytogéographiques relatives aux *Anthoxanthum odoratum* s.l., *Anthericum liliago*, *Cerastium arvense* (dont la race *suffruticosum* est diploïde dans le sud de la France) et *Aethionema saxatile* se ressemblent en ceci que les races diploïdes existent sur certains reliefs (Alpes et Pyrénées ou Alpes seules) alors que d'autres races également diploïdes croissent à basse altitude dans la région méditerranéenne. Il y a lieu de rappeler ici que Landolt (1970) a suggéré que certaines espèces banales des plaines de l'Europe

¹ L'étude cytologique des populations carpathiques du *Minuartia sedoides* sera très instructive à cet égard.

² Preuve en est l'écologie le plus souvent identique des diploïdes et de leurs taxons de substitution.

centrale étaient nées par croisement d'une sippe méditerranéenne et d'une sippe alpine. Böcher (1961) avait d'ailleurs défendu une hypothèse semblable pour expliquer l'origine de l'*Anthoxanthum odoratum* s.l. tétraploïde. Dans le cas des espèces citées ci-dessus et contrairement à ce qui s'est passé chez le *Minuartia sedoides*, les hybridations sont intervenues sur le front sud des glaciers où les conditions écologiques plus variées permirent la rencontre d'orophytes alpiens et de sippes méditerranéennes (ou tout au moins de sippes planitiales plus méridionales) affines. Comme les deux sippes qui s'hybridèrent différaient par leur écologie, il n'est pas étonnant que le polyploïde engendré n'offre pas les mêmes exigences que le diploïde alpin avec lequel il a été le plus souvent comparé, mais présente une écologie intermédiaire à celle de ses deux parents, phénomène dont la pseudo-vicariance alpino-planitiaire est le reflet aujourd'hui.

- Comme dernier exemple, nous évoquerons le problème plus complexe offert par le *Bupleurum ranunculoides* (fig. 58). L'aire actuelle disjointe des diploïdes permet de penser que leur domaine primitif occupait la plus grande partie de l'Europe centrale et méridionale, des Carpathes à la Péninsule ibérique. La différenciation graduelle subie par le syngaméon ancestral est illustrée aujourd'hui par de nombreuses sippes vicariantes. Ainsi les diploïdes des Tatra, du Tessin, des Alpes occidentales et des Pyrénées orientales ainsi que celui des Préalpes austro-occidentales et des Cévennes diffèrent par leur habitus, la largeur des feuilles, la forme des folioles de l'involucelle, etc. Toutefois, les caractères distinctifs ne sont pas toujours tranchés.¹

Au cours des glaciations, trois sippes polyploïdes ont pris naissance indépendamment. Dans les Alpes orientales d'abord, lors des crues glaciaires principales, le diploïde fut refoulé sur les massifs marginaux alors qu'il disparaissait complètement sur la chaîne principale ou tout au moins était réduit à quelques populations isolées qu'il reste à découvrir. Pendant le même temps, la rencontre du diploïde alpin et d'une sippe d'origine carpathique, diploïde, caractérisée par la largeur des feuilles caulinaires et des folioles de l'involucelle a produit la race hexaploïde reconnue comme la sous-espèce typique (subsp. *ranunculoides*). Celle-ci progressa ensuite d'est en ouest le long des Préalpes et passa même dans le Jura septentrional et central.

Dans les Pyrénées, au cours d'une des premières glaciations, le tétraploïde prit naissance à la suite du croisement de deux sippes très affines dont l'une était peut-être cantabrique — témoin la population diploïde de la Peña Redonda qui n'est pas rigoureusement identique au diploïde des Pyrénées orientales et qui tend vers le var. *gramineum*. Amorcée dans les Pyrénées lors du réchauffement suivant, l'extension de la race tétraploïde se poursuivit au cours du refroidissement principal, mais cette fois en direction du Jura qu'elle atteint par les massifs intermédiaires des Corbières et de l'Auvergne avant de déborder sur le Dauphiné. Sa progression dans les Alpes fut alors stoppée (ou seulement ralentie) par la concurrence du diploïde en place. Le tétraploïde émigra encore des Pyrénées occidentales vers la chaîne cantabrique où il rencontra la sippe diploïde restée sur place. Du croisement entre les deux sippes devait

¹ La taxonomie infraspécifique du *Bupleurum ranunculoides* est des plus embrouillées tant l'acceptation des différents taxons décrits varie suivant les auteurs.

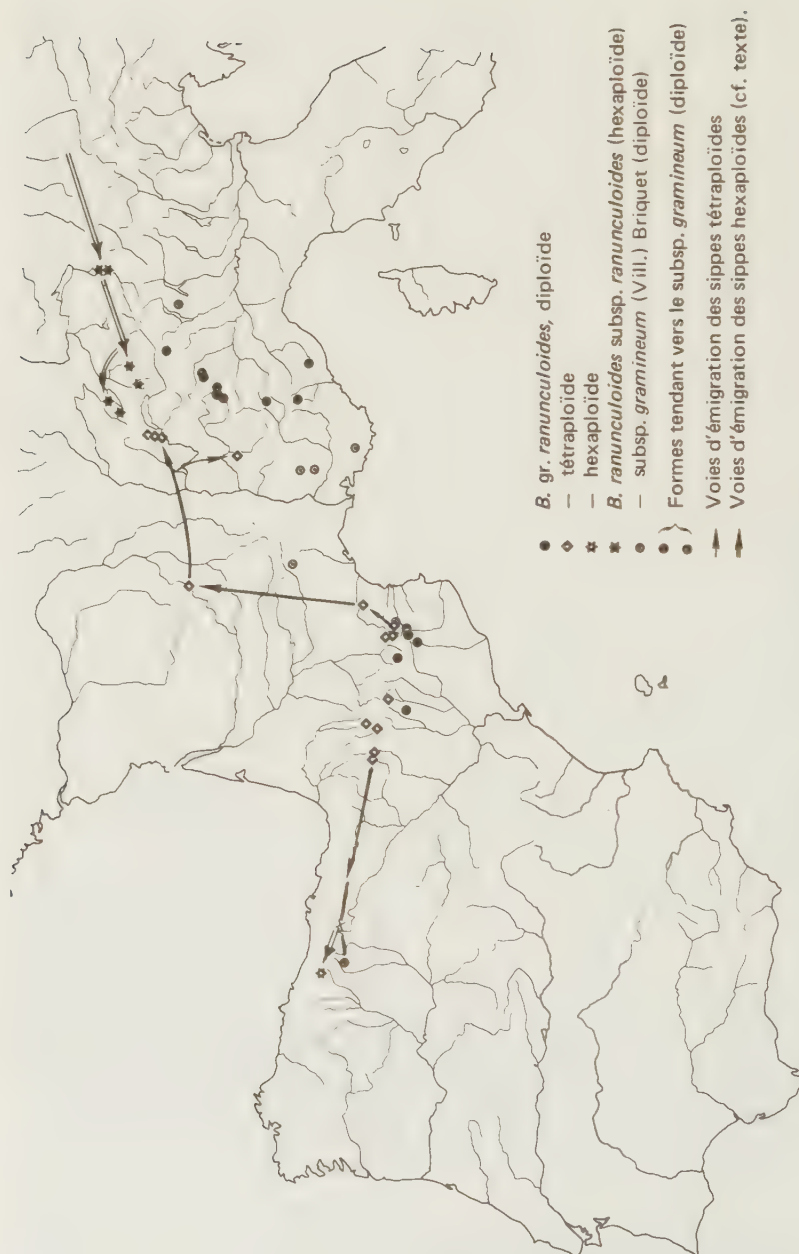


Fig. 58. — Distribution des races chromosomiques de l'espèce collective *Bupleurum ranunculoides* L. [une race diploïde est encore représentée dans les Tatra; var. *burserianum* (W.) Briquet].

naître un nouvel hexaploïde qui s'installa dans les régions les plus glaciées, à savoir les Picos de Europa.

Phénomène remarquable à signaler, le Jura a été colonisé par deux races chromosomiques d'origine différente, l'une pyrénéenne, l'autre alpienne-orientale. La lacune actuelle dans la distribution jurassienne du *Bupleurum ranunculoides* coïncide avec la région recouverte par une calotte de glace lors du maximum glaciaire (Aubert, 1965), ce qui pourrait indiquer que le passage des Alpes vers le Jura a eu lieu lors d'un refroidissement et que l'avance en direction ouest de l'hexaploïde a été bloquée par le développement considérable des glaciers sur le Jura vaudois.

Avant de conclure, une remarque s'impose. Tous les cas de polyploïdisation ne sont pas à rapporter aux bouleversements du Quaternaire. L'existence du *Poa cenisia* s.l. (incl. *Poa fontqueri*) heptaploïde, à écologie stricte, dans les Alpes, les Pyrénées et peut-être aussi en Corse en est un exemple. La naissance du polyploïde à partir de la race tétraploïde préalpine semble bien être un phénomène ancien, datant du Tertiaire et en tout cas antérieur à la rupture de tous les ponts entre ces trois massifs. Il en est peut-être de même du *Ranunculus plantagineus* subsp. *plantagineus* (4x) cyrno-alpin, à moins que le tétraploïde ait pris naissance indépendamment dans les Alpes et en Corse (origine polytopique), hypothèse que l'on ne peut exclure a priori. Le problème se pose d'une manière très semblable chez le *Ranunculus parnassifolius*. L'écologie stricte de cette espèce rend très aléatoire l'hypothèse d'une migration à longue distance, contemporaine des glaciations. Nous ne voyons pas comment le subsp. *heterocarpus* tétraploïde, caractéristique des *Thlaspeetalia rotundifolii*, aurait pu franchir des formations affines de la toundra alors qu'aujourd'hui il paraît en régression même dans son aire principale. Si les polyploïdes alpin et pyrénéen ont une origine commune, celle-ci a dû intervenir avant l'effondrement du système pyrénéo-provençal à une époque où le *R. parnassifolius* était sans doute plus compétitif. Mais dans ce dernier exemple encore, il n'est pas exclu que les tétraploïdes alpin et pyrénéen soient nés par polytopisme, auquel cas l'influence glaciaire ne serait pas à écarter.

Liens génétiques

Dans ce dernier chapitre qui reprend le titre sous le pavillon duquel nous avons exposé nos recherches, nous chercherons à établir dans quelle mesure, l'ensemble des données cytologiques permet d'appréhender le degré d'interdépendance de l'histoire des flores alpienne et pyrénéenne. Les questions relatives aux espèces communes, aux couples de vicariants ou réputés tels et enfin aux complexes polyploïdes seront abordées successivement.

Espèces communes aux deux chaînes, non affectées par la polyploïdie dans le domaine pyrénéo-alpin

Parmi les taxons alpino-pyrénéens, nos recherches confirment que certains n'ont pas varié d'une chaîne à l'autre, ni dans leur morphologie, ni dans leur nombre

chromosomique (exemples: *Poa violacea*, *Silene rupestris*, *Minuartia villarii*, *Viscaria alpina*, *Pedicularis verticillata*, *Androsace villosa*, *Gentiana alpina*, *Artemisia petrosa*, etc.). Ceux-ci ne peuvent guère nous renseigner sur les relations génétiques entre les flores alpine et pyrénéenne. Beaucoup d'entre eux appartiennent sans doute à une ancienne flore orophile commune à l'Europe occidentale dont les représentants n'étaient plus capables de se différencier. Cependant, lorsqu'il s'agit d'espèces arctico-alpines ou boréo-montagnardes, la constance des caractères cytologiques, et souvent morphologiques, dans le domaine pyrénéo-alpin pourrait aussi s'expliquer par le fait que l'arrivée aux Alpes et aux Pyrénées d'une partie d'entre eux est relativement récente, contemporaine des glaciations.

Notons à ce propos que l'importance du contingent des immigrants nordiques dans la flore de l'Europe méridionale a fait l'objet d'estimations contradictoires. Ainsi, Kulczynski (1924) estime que près des deux tiers des taxons représentés à la fois dans les montagnes centro-européennes et dans les régions boréo-arctiques sont nés au Tertiaire en Europe centrale. Selon cet auteur, moins d'une trentaine d'espèces nordiques auraient gagné les Pyrénées à la faveur des périodes pluviales quaternaires. Pour Braun-Blanquet (1945b) au contraire, la flore pyrénéenne aurait été enrichie par un contingent boréo-arctogène très important (quelque 140 espèces) dont une fraction non négligeable aurait pénétré plus ou moins profondément dans la Péninsule ibérique et même gagné l'Afrique du Nord. Toutefois, dans la liste établie par Braun-Blanquet figurent les 23 espèces arctico-alpines de Corse que Contandriopoulos (1971), à l'instar de Kulczynski, place dans l'élément historique tertiaire en Europe centrale.

Ces exemples suffisent à démontrer l'étendue du désaccord entre les différents points de vue. Malheureusement, les données cytologiques sont encore insuffisantes pour permettre de prendre parti en faveur de l'une ou l'autre des hypothèses ci-dessus. Parmi les 21 espèces arctico-alpines ou boréo-montagnardes que nous avons étudiées, 10 présentent la même valence diploïde (8 espèces) ou polyploïde (2 espèces) dans l'ensemble de leur aire.

<i>Silene rupestris</i> (2x)	<i>Viola biflora</i> (2x)
<i>Viscaria alpina</i> (2x)	<i>Veronica fruticans</i> (2x)
<i>Thalictrum alpinum</i> (2x)	<i>Gentiana nivalis</i> (2x)
<i>Ranunculus glacialis</i> (2x)	<i>Antennaria dioeca</i> (4x)
<i>Rhodiola rosea</i> (2x)	<i>Gnaphalium supinum</i> (4x)

En l'absence de toute polypléidie intraspécifique, nous ne disposons d'aucun critère sûr qui permettrait de déceler l'origine centro-européenne ou au contraire nordique de ces espèces. Dans bien des cas il s'agit d'ailleurs d'un faux problème, car l'aire arctico-alpine de plusieurs d'entre elles est sans doute préglaciaire.

L'existence de races polypléides dans certaines espèces arctico-alpines ne résoud pas tous les problèmes et les données cytologiques s'avèrent bien souvent insuffisantes. Ainsi chez les *Cerastium alpinum* s.l., *Astragalus alpinus*, *Potentilla fruticosa* s.l. et dans le groupe *Veronica alpina* - *V. wormskjoldii*, les sippes polypléides nordiques n'excluent pas complètement les races diploïdes (ou moins fortement polypléides chez le *Cerastium alpinum*) qui se retrouvent en outre dans les montagnes du centre et du sud de l'Europe, notamment aux Alpes et aux Pyrénées. Aucun indice sérieux ne permet d'affirmer que ces espèces représentent dans la flore nordique des immigrants méridionaux. Comme dans le cas des taxons qui

n'offrent pas de races polyploïdes, nous serions même enclin à penser qu'elles occupaient à la fin du Tertiaire déjà une aire très vaste dont le contour plus que l'étendue a été modifiée par les glaciations. Que les polyploïdes soient alors nés en dehors de tout contact entre les populations méridionales et septentrionales ou au contraire à la suite de la rencontre de diploïdes nordiques et d'immigrants méridionaux ne change pas les données du problème. Ces espèces ne peuvent pas être considérées comme des acquisitions récentes, d'origine méridionale, de la flore arctique.

Le cas inverse d'espèces affectées par la polyploïdie au pôle méridional de leur aire, mais à diploïde ancestral arctico-alpin, existe aussi. Nous donnerons comme exemple le *Myosotis alpestris* qui constitue dans la flore alpine un des groupes polyploïdes les plus complexes (cf. p. 29) alors que les sippes primitives diploïdes se rencontrent non seulement dans les montagnes du sud de l'Europe (Alpes, Pyrénées, etc.) et dans l'Atlas, mais aussi dans les régions nordiques. Là aussi les données cytologiques sont en faveur de l'idée d'une grande aire préglaciaire plutôt qu'elles n'attestent des migrations contemporaines des glaciations. Parmi les cas ambigus, nous citerons encore celui du *Luzula spicata* s.l. dont la race tétraploïde observée dans le nord se retrouve aussi dans les Alpes (à côté du diploïde) et s'avance au sud jusque dans la Sierra Nevada et l'Atlas. Il est vrai qu'ici l'élévation de la valence chromosomique tient de l'agmatoploïdie, phénomène qui n'a sans doute pas la même signification biogéographique que la polyploïdie. Quant au *Poa cenisia*, même compris dans un sens très large, ses affinités avec le *Poa arctica* sont incertaines et une origine alpine de cette dernière espèce ne saurait être admise sur la seule foi des résultats cytologiques (cf. p. 73).

Les cas où les données cytologiques permettent d'établir le sens des migrations entre les régions boréo-arctiques et les montagnes sud-européennes sont en définitive très peu nombreux. Chez l'*Antennaria carpatica* (Wahlenb.) Bluff & Fingerhuth s.l., Urbanska-Worytkiewicz (1970) a montré que les formes nordiques étaient moins fortement polyploïdes (4x, 6x) que les populations alpines et pyrénéennes (8x). Ainsi, contrairement à l'opinion de Kulczynski (l.c.), l'*A. carpatica* peut être considéré comme une espèce d'origine nordique, ce qui dans le cas précis est conforme à l'hypothèse de Braun-Blanquet (l.c.). En revanche, la relation est sans doute inverse dans le groupe du *Trisetum subalpestre* chez lequel les populations diploïdes s'observent dans les Pyrénées (*T. baregense*) et dans les Alpes (*T. alpestre*).

En fin de compte, les données cytologiques relatives aux espèces arctico-alpines ne soutiennent l'hypothèse d'une migration à longue distance que dans des cas particuliers. Bien qu'elles soient très fragmentaires à l'heure actuelle, il paraît d'ores et déjà acquis que le contingent des espèces communes aux Alpes et aux Pyrénées n'a pas été enrichi en immigrants boréo-arctogènes dans une proportion aussi élevée que ne le laissaient entrevoir certains auteurs.

Signalons enfin que quelques rares espèces communes aux deux chaînes sont affectées de dysploïdie. Elles ont une signification particulière lorsque l'aire de l'une des races dysploïdes chevauche une partie des Alpes et des Pyrénées. Ainsi le *Leontopodium alpinum* est à $2n = 48$ chromosomes dans les Pyrénées et les Alpes occidentales d'après nos recherches, mais à $2n = 52$ dans les Alpes orientales (Urbanska-Worytkiewicz in Löve, 1968) ainsi que dans les Tatra (Sokolowska-Kulczycka, 1959). De même, ce n'est certainement pas un hasard si le *Saxifraga moschata* offre la même valence à $2n = 28$ dans le Jura méridional (Favarger,

1965a) et dans certaines de ses populations des Pyrénées orientales (Küpfer, non publié). Ces exemples, à l'instar des espèces dont les caractères cytologiques sont constants dans le domaine pyrénéo-alpien, confirment la communauté d'origine des flores alpine et pyrénéenne.

Vicariants – pseudo-vicariants dysploïdes

Plusieurs espèces présentent le phénomène de la vicariance sur lequel Gaussen (1964), en particulier, a attiré l'attention. Nos recherches confirment le bien-fondé de plusieurs couples alpiens-pyrénéens, en démontrant que l'identité des nombres chromosomiques autorise à les considérer comme de vrais vicariants:

Alpes

Anemone baldensis
Minuartia lanceolata, *M. rupestris*¹
Geranium argenteum
Bupleurum stellatum
Asperula hexaphylla
Cirsium spinosissimum
Gentiana villarsii

Pyrénées-Chaîne cantabrique

Anemone pavoniana
Minuartia cerastiifolia
Geranium cinereum
Bupleurum pyrenaicum
Asperula hirta
Cirsium glabrum
Gentiana burseri

A ces couples déjà cités par Gaussen (l.c.), nous pouvons ajouter:

Trisetum alpestre
Ranunculus plantagineus subsp.
occidentalis

Galium hypnoides
Senecio persoonii
Oreochloa seslerioides subsp.
seslerioides

Oreochloa disticha subsp. *disticha*

Trisetum baregense
Ranunculus pyrenaicus

Galium pyrenaicum
Senecio leucophyllus
O. seslerioides subsp. *confusa*

O. disticha subsp. *blanka*

En revanche, les couples suivants ne peuvent être considérés comme de vrais vicariants en raison de leur différence de nombre chromosomique:

Cerastium latifolium ($n = 18$)
Iberis nana ($n = 9$)
Viola cenisia ($n = 10$)
Viola calcarata ($n = 20$)

Cerastium pyrenaicum ($n = 19$)
Iberis spathulata ($n = 7$)
Viola diversifolia ($n = 17$)
Viola cornuta ($n = 11$)

De même, les *Gentiana prostrata* ($2n = 36$; cf. en particulier Favarger, 1952), *G. pyrenaica* ($2n = 26$; Favarger & Küpfer, 1968) et *G. boryi* ($2n = 20$; Küpfer, 1968), bien qu'appartenant à la même section *Chondrophylla*, ne peuvent être considérés comme des taxons vicariants apparentés au *G. atlantica* comme le suggère Quézel (1957). En effet, les trois premières espèces offrent des nombres chro-

¹ En effet, une race diploïde du *Minuartia rupestris* vient d'être décelée dans les Dolomites (Favarger, non publié).

mosomiques différents. Ainsi les affinités du *G. pyrenaica* sont à rechercher en Asie centrale (*G. altaica*) et non pas dans les Alpes. Quant aux *G. boryi*, endémique ibérique, et *G. atlantica*, endémique atlasique, ils constituent selon toute vraisemblance un couple de vicariants (encore faudra-t-il le démontrer), différenciés sur place et dont les affinités lointaines¹ restent obscures. De toute évidence, on ne peut pas voir dans ce groupe de Gentianes la démonstration de l'origine centro-européenne ou du moins septentrionale de la flore mésophile de l'Atlas comme le supposait Quézel (l.c.).

En dépit de ces derniers exemples, la présence de nombreux couples de vicariants atteste l'existence au Tertiaire d'une flore orophile en grande partie commune entre les Alpes et les Pyrénées à travers la chaîne pyrénéo-provençale, ce qui permettait sans doute les échanges de gènes. L'effondrement de cette chaîne, en créant un isolement, a favorisé sans doute une évolution divergente. Dans certains cas, malgré l'identité du nombre chromosomique, les modifications structurales et les mutations géniques sont si profondes que les deux schizoendémiques sont devenus interstériles. Le couple *Minuartia cerastiifolia*–*M. lanceolata* est cité à juste titre comme exemple de vicariants par Gaussen (l.c.). Or, les croisements que nous avons effectués entre ces deux espèces nous ont donné une F_1 complètement stérile en dépit d'un appariement régulier des chromosomes en 18 bivalents. En effet, le pollen dégénère dès après la séparation des tétrades et à l'an-thèse les sacs polliniques sont complètement vides. La suite de nos recherches nous permettra sans doute d'appréhender les causes de cette stérilité et de trouver éventuellement d'autres exemples.

Malgré l'importance en géobotanique historique de l'effondrement du système pyrénéo-provençal, tous les cas de vicariance pyrénéenne-alpine ne doivent pas y être rapportés. Dans certains groupes la différenciation est antérieure à cet événement. Les couples *Bupleurum stellatum* – *B. pyrenaicum* et *Ranunculus plantagineus* – *R. pyrenaicus* sont instructifs à cet égard. Dans ces deux exemples, l'identité morphologique des populations alpines et corses démontre que la formation du taxon cyrno-alpin a bien précédé la rupture de toutes les liaisons montagneuses entre les Alpes et la Corse (et partant les Pyrénées). Il est alors logique de penser que l'individualisation du taxon pyrénéen était achevée ou du moins très avancée lors du morcellement de l'aire, car, dans le cas contraire, il faudrait postuler que la spéciation divergente n'a affecté que les colonies pyrénéennes alors que les plantes alpines et corses ne variaient pas, ce qui est peu probable. Merxmüller (1952) a d'ailleurs établi que dans les Alpes la différenciation des couples schizoendémiques, dont chaque partenaire est aujourd'hui endémique d'un territoire parfois étroit, avait précédé le morcellement des aires. Faut-il alors imputer l'évolution divergente à l'action du milieu?

Nous avons vu dans notre introduction (p. 14) que les gradients climatiques et édaphiques des Alpes et des Pyrénées étaient très voisins. L'amplitude des fluctuations climatiques qui ont affecté simultanément les deux chaînes au cours du Quaternaire a été sans doute beaucoup plus large que les légères différences entre les climats des Alpes et des Pyrénées (climat en moyenne un peu plus chaud et plus sec de cette dernière chaîne). A notre avis, la spéciation divergente des espèces

¹ La section *Chondrophylla* est cependant représentée en Nouvelle-Guinée (Borgmann, 1964) et dans l'himalaya (Vasudevan, à l'impression) par des taxons offrant le même nombre chromosomique ($2n = 20$) que le *G. boryi*.

orophiles tient beaucoup plus à l'isolement qu'aux différences climatiques ou édaphiques. Or, l'isolement n'est pas uniquement d'ordre géographique, mais aussi écologique, biologique, etc.

Prenons l'exemple du *Ranunculus parnassifolius* qui a été signalé dans tous les secteurs principaux des Alpes et de la chaîne pyrénéo-cantabrique. Son aire est très discontinue en raison de ses exigences écologiques strictes. De plus, sa dissémination est entravée par des diaspores lourdes, dépourvue de tout appareil de vol. Le brassage des gènes ne peut intéresser que les populations les plus rapprochées. Cela se traduit par une spéciation intense au niveau diploïde où trois sippes vicariantes ont été reconnues dans la chaîne pyrénéo-cantabrique. L'une d'entre elles, le subsp. *favargerii*, tend déjà à se cliver en deux taxons, les populations des Picos de Europa n'étant pas rigoureusement identiques aux colonies des Pyrénées occidentales. Au sein du subsp. *heterocarpus*, la différenciation est moins nette en raison de la jeunesse relative de cette sippe. Pourtant elle est déjà sensible entre les populations des Alpes françaises, valaisannes et rhétiques.

Un deuxième exemple tout aussi suggestif est offert par l'*Anthericum liliago*. Trois obstacles, d'ordre écologique, phénologique et génétique, s'opposent dans les Alpes à l'introgession des sippes diploïdes, les var. *sphaerocarpum* et *multiflorum*. L'optimum du var. *multiflorum* se situe entre 500 et 1300 m alors que le var. *sphaerocarpum* n'a été trouvé jusqu'ici qu'entre 1650 et 1800 m. La floraison des deux taxons, qui ne coïncide pas en culture comparée, est encore plus décalée in situ vu la différence d'altitude. Enfin, les aires respectives des deux sippes sont séparées par le var. *liliago* dont la valence tétraploïde ne dresse peut-être pas une barrière absolue à tout échange de gènes, mais en tout cas le freine considérablement.

Dans les deux exemples ci-dessus, l'isolement, quel qu'il soit, paraît être le facteur déterminant¹ et le garant de l'évolution divergente. Lorsque la différenciation est encore incomplète, les sippes vicariantes sont à la merci d'un bouleversement quelconque qui entraînerait la mise en présence et le croisement des taxons aux aires primitivement distinctes. Dans le cas du *Ranunculus parnassifolius*, il ne fait aucun doute que le résultat serait la fonte des trois taxons diploïdes en une seule unité. Preuve en est l'interfertilité complète d'espèces à morphologie très tranchées, tels les *Ranunculus parnassifolius* subsp. *parnassifolius* et *R. pyrenaeus* ou les *R. angustifolius* et *R. amplexicaulis*.

En définitive, nous pensons que la vicariance procède selon le schéma suivant. A l'origine l'aire d'un taxon largement répandu se clive en deux ou plusieurs syngaméons indépendants qui hériteront chacun le même "pool" de gènes, cela pour autant qu'ils offrent sensiblement la même dimension.² Très tôt, l'altération lente du spectre de leurs biotypes sous la dépendance de mutations et de modifications structurales aléatoires conduira les deux populations à diverger. La différenciation s'effectuera alors par sélection (d'où peut-être un léger parallélisme) pour les gènes déterminants des effets physiologiques et pour les seuls caractères morphologiques

¹ Il est évident que l'isolement, s'il permet l'évolution divergente, n'accélère pas les processus évolutifs. Ainsi un syngaméon A se modifiera progressivement en un taxon A'. En revanche, si à l'origine il se scinde en deux populations, il produira au cours de la même unité de temps les taxons A'' et A'''. Rien ne prouve cependant que A'' et A''' différeront plus de l'espèce primitive A que A'.

² Dans le cas contraire, l'évolution divergente pourrait être accélérée.

qui influencent la biologie florale (incidence sur la fertilité) ou la compétitivité, mais sans doute selon les lois du hasard pour tous les autres caractères phénotypiques. A première vue en effet, l'apparence de la corolle pour une fleur anémogame, la forme et la dimension de l'éperon ou des stipules des Violettes de la section *Melanium*, la circonscription d'une feuille ou la qualité de sa pubescence (poils simples, étoilés, fourchus, crépus, etc.) ne semblent pas avoir une importance notable sur la vitalité ou la compétitivité d'une espèce.

Ancienneté relative des flores pyrénéenne et alpienne – échanges floristiques

Les études paléogéographiques ont montré que les premiers plissements pyrénéens étaient antérieurs à la surrection alpienne. Le passé particulier des Pyrénées a-t-il laissé des traces dans la composition actuelle et l'originalité de la flore?

Récemment, Favarger (1972b) a estimé le taux d'endémisme dans les Alpes occidentales à quelque 13% et à environ 14% dans la chaîne pyrénéo-cantabrique. Les deux territoires offrant sensiblement la même étendue, les deux valeurs sont directement comparables. Force est de reconnaître que la différence n'est pas significative. Il est vrai que le taux d'endémisme ne reflète pas exclusivement la composante conservatrice de la flore et ne dépend donc pas uniquement de l'ancienneté relative de la topographie (en l'occurrence du plissement pyrénéen). En effet, le *Xatartia scabra* n'a pas la même valeur que l'*Artemisia gabiellae* ou que l'*Erysimum pyrenaicum*. Aussi, pour mieux saisir la signification des taux donnés par Favarger, il conviendrait de distinguer comme le préconisent Favarger & Contandriopoulos (1961) les endémiques de souche ancienne (paléo- et patroendémique auxquels il faut adjoindre les schizoendémiques les plus différenciés) des néoendémiques (apoendémiques et schizoendémiques les moins différenciés). Mais, comme nous l'avons déjà dit, notre étude n'aborde les problèmes liés à l'endémisme que dans le cadre de la vicariance. Nos données cytologiques sont donc insuffisantes pour établir une telle distinction. Cependant, à première vue, la proportion des diverses composantes de l'endémisme ne semble pas différer fondamentalement d'une chaîne à l'autre.

Le degré d'endémisme n'est toutefois pas l'unique paramètre qui permet d'évaluer l'ancienneté relative d'une flore. Celle-ci peut encore être appréciée par le taux de polyploïdes dans la mesure où il est fondé, pour chaque espèce, sur plusieurs vérifications cytologiques. En effet, la comparaison de valeurs établies dans les Alpes et les Pyrénées à partir de numérations isolées, sur des espèces prélevées en un point quelconque, n'aurait aucune signification. Preuve en est la complexité des données cytogéographiques révélées dans la partie générale de notre travail. Par ailleurs, tous les polyploïdes n'ont pas nécessairement une origine récente. Les *Hormathophylla pyrenaica* et *Veronica aragonensis* appartiennent sans conteste à la composante conservatrice de la flore orophile en dépit de leur valence tétraploïde et il importe de ne pas les traiter sur pied d'égalité avec les races polyploïdes d'espèces collectives. C'est dans cette perspective que Favarger (1961) a suggéré de classer les polyploïdes en fonction de leur degré d'ancienneté relative. Il distingue ainsi les paléo-, méso- et néopolyploïdes, les derniers nommés étant les plus récents.

Les pourcentages de polyploïdes ont toutefois été utilisés à plusieurs reprises, dans différentes régions, sans que les conditions évoquées ci-dessus ne soient rem-

Tableau 10. — Distribution des complexes polyploïdes dans les domaines alpien et pyrénéen.

La limite admise ici entre les Alpes orientales et occidentales est celle préconisée par Merxmüller (1952) qui va du Lac Léman au Lac Majeur. Cependant, lorsqu'une race inféodée aux Alpes occidentales dépasse légèrement cette frontière, nous ne la mentionnons pas dans le secteur oriental. La même remarque est valable en sens inverse.

Pour les Pyrénées, la limite suit le cours supérieur de l'Aude, rejoint la frontière franco-andorrane aux environs du Port d'Envalira et de là gagne le Turbon.

Taxons	Alpes orientales	Alpes occidentales	Pyrénées orientales	Pyrénées centro-occidentales
a. <i>Helictotrichon montanum</i>	— ¹	2x	2x	4x
<i>Festuca paniculata</i>	2x	2x	2x, 6x	2x, 6x
<i>Linum perenne</i> subsp. <i>alpinum</i>	2x	2x	2x	4x
(Ockendon, 1971, et observations personnelles) ²				
<i>Anthemis</i> gr. <i>montana</i>		4x	4x	6x
b. <i>Astragalus australis</i>	4x, 6x	4x, 6x	4x	4x
(Favarger, 1969, et observations personnelles)				
[<i>Ranunculus pyrenaicus</i>	—	—	2x	2x
<i>Ranunculus plantagineus</i>	4x	2x, 4x	—	—
[<i>Minuartia cerastifolia</i>	—	—	—	2x
<i>Minuartia lanceolata</i>	—	2x	—	—
(Favarger, 1969)				
[<i>Minuartia rupestris</i>	2x	(2x?) 4x	—	—
(Favarger, 1969, et résultats non publiés)				
[<i>Arenaria multicaulis</i>	2x	2x	2x	2x
(Favarger, 1965b, et observations personnelles)				
[<i>Arenaria ciliata</i>	4x à 12x	4x	—	—
(Favarger, 1965b)				
c. <i>Poa</i> gr. <i>cenisia</i>	4x, 7x, ~8x	4x, 6x, 7x, ~8x	7x	7x
<i>Anthoxanthum odoratum</i> s.l.	2x, 4x *	2x, 4x *	4x *	4x *
<i>Minuartia sedoides</i>	2x, 4x	2x, 4x	4x	4x
<i>Cerastium arvense</i>	2x, 4x *	2x, 4x *	4x *	4x *
<i>Aethionema saxatile</i> s.str.	2x	2x, 4x *	4x *	4x *
<i>Saxifraga androsacea</i>	6x, 8x, 14x, 20x	20x	20x	—
<i>Oxytropis halleri</i>	2x, 4x	2x, 4x	4x	—
<i>Tanacetum alpinum</i>	2x, 4x	2x, 4x	4x	4x, 6x
(Contandriopoulos & Favarger, 1959, et observations personnelles)				
d. <i>Agrostis rupestris</i>	4x	4x	2x	2x, 4x
<i>Koeleria vallesiana</i>	—	6x *	2x	2x, 4x
<i>Ranunculus parnassifolius</i>	4x	4x	2x, 4x	2x, 4x, 6x
<i>Paronychia kapela</i>	—	4x, 6x	4x	2x, 4x
<i>Coronilla minima</i>	—	4x *, 6x *	2x, 6x *	4x *
<i>Veronica bellidioides</i>	4x	4x	2x	2x, 4x
e. <i>Anthericum liliago</i>	2x *, (4x *)?	2x, 2x *, 4x *	4x *	2x, 4x *
<i>Arenaria grandiflora</i>	4x	2x, 4x	4x	2x, 4x
<i>Sempervivum arachnoideum</i>	2x	2x, 4x	4x	2x, 4x
(Favarger, 1972d)				
<i>Anthyllis montana</i>		2x, 4x	2x	4x
<i>Lotus corniculatus</i>	2x, 4x *	2x, 4x *	2x, 4x *	2x, 4x *
<i>Bupleurum ranunculoides</i>	6x	2x, 4x	2x, 4x	4x
<i>Veronica teucrium</i>	8x *	2x, 8x *	2x, 8x *	2x, 8x *
<i>Senecio doronicum</i>	2x, 4x	2x, 4x, 6x	2x	6x

¹ Le tiret (—) signifie que l'espèce ne parvient pas jusque dans ce secteur du domaine pyrénéo-alpien alors que l'absence de tout signe sous-entend que personnellement nous n'avons pas d'indications chorologiques ou cytologiques relatives à cette espèce dans la région en question.

² Les principales références bibliographiques ne figurent dans le tableau que pour les espèces non traitées dans la partie systématique.

(*) L'astérisque signale les races essentiellement planitiaires.

plies. Il est vrai que jusqu'à une époque récente, on ne se doutait ni de la fréquence de la variation cytologique sur des territoires souvent assez étroits, ni de l'existence, rare il est vrai, de polypléïdes occasionnels. Afin d'éviter les mêmes erreurs, nous nous garderons d'établir un unique coefficient pour l'ensemble de la chaîne pyrénéenne, qui n'aurait aucune valeur. D'autre part, nos données sont encore insuffisantes pour nous permettre d'établir un "spectre d'ancienneté relative" de la flore pyrénéenne, tel que l'a défini Favarger (l.c.). En revanche, les groupes d'espèces pour lesquels nous disposons de données cytologiques nombreuses et qui intéressent les deux chaînes méritent une attention particulière.

Dans le tableau 10, nous avons réuni les espèces collectives pyrénéo-alpiennes affectées par la polypléïdie. Pour toutes ces espèces, deux valences chromosomiques au moins sont connues. Ainsi, on peut assurer que les polypléïdes sont plus récents que les sippes diploïdes correspondantes. Sur cette base, peut-on conclure à une plus grande ancienneté de la flore orophile des Pyrénées en relation avec son histoire plus longue? Cela ne ressort en tout cas pas de nos résultats. La proportion de sippes primitives est même légèrement supérieure dans les Alpes puisque sur 30 groupes analysés, 24 y offrent un ou plusieurs taxons diploïdes ou moins fortement polypléïdes contre 22 dans les Pyrénées, mais la différence n'est pas significative en regard d'un échantillonnage somme toute restreint. Notons encore que 8 sippes diploïdes sont propres aux Alpes (tableau 10, c) ou à un territoire plus vaste mais excluant les Pyrénées alors que 6 autres n'ont été observées que dans les Pyrénées (tableau 10, d) ou présentent une aire plus large ne comprenant pas le domaine alpin. Ces 14 taxons possèdent tous en revanche un polypléïde correspondant à distribution pyrénéo-alpine.

Très instructifs sont aussi les exemples de taxons diploïdes qui possèdent une aire pyrénéo-alpine, bien que dans l'une des deux chaînes, voire dans les deux, ils aient formé aussi des polypléïdes. Parmi ces 16 espèces (53%), placées dans le tableau 10 sous les rubriques a, b et e, mentionnons les *Helictotrichon montanum*, *Astragalus australis*, *Anthericum liligo*, *Bupleurum ranunculoïdes*, etc. Leur nombre serait cependant moins élevé si les bouleversements climatiques du Quaternaire n'avaient éliminé dans les Alpes ou les Pyrénées certains diploïdes primitivement pyrénéo-alpins. Ainsi les Pyrénées ne recèlent pas le *Cerastium arvense* subsp. *strictum*, ni l'une des formes diploïdes du *Tanacetum alpinum*. Pourtant, dans le cas du Céraiste, nous avons découvert une sippe primitive¹ en Espagne orientale. Il est alors des plus probable qu'elle a existé dans les Pyrénées d'où elle a été exclue par les glaciations. La reconquête de la chaîne par le subsp. *arvense* tétraploïde, né sans doute au voisinage des Alpes, est intervenue dès le retrait des glaciers. Une explication semblable s'impose pour le *Tanacetum alpinum*. Le centre de différenciation majeur du complexe est ibéro-atlasique, aussi il y a tout lieu de croire que certaines sippes diploïdes, dont un témoin persiste d'ailleurs dans la chaîne cantabrique [*Tanacetum pallidum* (Mill.) Maire subsp. *virescens* (Pau) Heywood, Peña Redonda (Küpfer, non publié)], colonisaient les Pyrénées. Éliminées comme le fut le Céraiste des champs, elles ont été remplacées par la race tétraploïde alpigène. Un processus similaire a joué de toute évidence aux Alpes pour d'autres groupes. L'existence de populations diploïdes de l'*Agrostis rupestris* dans les Pyrénées et dans les Tatras permet de penser que la sippe primitive occupait une aire continue à travers toute l'Europe, des Pyrénées aux Carpathes. Les cas du *Ranunculus*

¹ A première vue, elle ne paraît pas rigoureusement identique au subsp. *strictum* alpin.

parnassifolius (cf. p. 263) et sans doute aussi du *Veronica bellidioides* sont peut-être semblables ce qui relèverait jusqu'à une valeur voisine de 70% le nombre de sippes primitives autrefois partagées par les Alpes et les Pyrénées.

Nous avons rappelé ci-dessus le haut coefficient de communauté de la flore alpine des Pyrénées et de celle des Alpes. Celui-ci tient-il uniquement au "fond commun" d'âge tertiaire de ces deux flores orophiles et de l'apport simultané d'espèces boréales durant les périodes glaciaires ou bien y a-t-il eu des échanges au moment des glaciations?

Plusieurs auteurs, dont surtout Braun-Blanquet (1923), ont invoqué les immigrations pour expliquer notamment les colonies isolées d'espèces alpiennes ou pyrénéennes qui existent dans le Massif Central et constitueraient selon eux des "survivants glaciaires". Récemment, Favarger (1972b) attribue en partie à ces migrations l'endémisme relativement faible des flores orophiles des Pyrénées et des Alpes si on les compare au taux d'endémiques plus élevé des montagnes méditerranéennes plus isolées (Sierra Nevada, montagnes de la Grèce). La question des échanges de flore au Quaternaire doit être examinée attentivement.

Que plusieurs taxons aient passé des Alpes aux Pyrénées durant les périodes glaciaires paraît hors de doute à la lumière de nos résultats. Ainsi les *Minuartia sedoides* (fig. 27), *Oxytropis halleri* (fig. 50) et *Aethionema saxatile* s. str., tétraploïdes aux Pyrénées, mais ayant gardé la valence diploïde dans une partie de leurs populations alpiennes, et aussi le *Tanacetum alpinum* dont toutes les populations pyrénéennes sont tétraploïdes ou hexaploïdes¹ alors qu'il existe au moins deux races diploïdes dans les Alpes. A noter que l'*Aethionema saxatile* s. str. côtoie dans les Pyrénées des taxons diploïdes d'origine ibérique (*Aethionema* gr. *monospermum*) auxquels il n'est pas directement apparenté. Un témoin de la migration persiste en Auvergne dans le cas du *Saxifraga androsacea* (fig. 59) dont les colonies des Alpes occidentales, du Cantal (Puy Mary) et des Pyrénées ont le même haut degré de polyploïdie (20x) tandis qu'aux Abruzzes (*Saxifraga italica* D. A. Webb) et dans les Alpes orientales la valence chromosomique est plus basse (6x). Enfin, la migration paraît incomplète pour le *Colchicum alpinum* Lam. & DC. récemment découvert par Nozeran & Belliard (1972) dans l'Aubrac, alors qu'il n'a pas atteint les Pyrénées.

Il est intéressant de constater que le courant d'émigration qui a transporté quelques taxons alpiens aux Pyrénées, les a portés aussi en Ecosse (probablement au moment des premières glaciations) soit les *Minuartia sedoides* et *Oxytropis halleri* dont les distributions présentent une grande analogie. On pourrait y joindre le *Potentilla fruticosa*, diploïde aux Alpes-Maritimes et aux Pyrénées mais tétraploïde en Grande-Bretagne.

L'émigration vers les Alpes de taxons pyrénéens semble avoir eu lieu elle aussi. Comme la dépression du Rhône s'opposait sans doute au passage direct des montagnes du Vivarais au Dauphiné, la route suivie passait par les Corbières, les Cévennes, les Mts de Lozère, le Massif Central, le Forez et atteignait les Alpes par le biais du Jura méridional. Elle est particulièrement attestée par la race tétraploïde du *Bupleurum ranunculoides*, d'origine pyrénéenne, qui se trouve en Ariège, à l'Alaric, à la Banne d'Ordanche (Massif Central), dans le Jura méridional (du Reculet à la Dôle) et au Dauphiné (fig. 58). Le cas du *Senecio doronicum* hexaploïde se

¹ Contrairement à un résultat publié antérieurement (Favarger & Küpfer, 1968) et qui doit être erroné.

superpose au précédent puisqu'il a été observé en Ariège, au Plomb et au Reculet. Il est intéressant de noter que pour ces deux espèces au moins, la colonisation du Jura s'est effectuée non pas des Alpes comme on l'imaginait jusqu'ici, mais des Pyrénées. Pour deux autres taxons d'origine pyrénéo-ibérique, la migration a été facilitée par le fait qu'il ne s'agit pas d'orophytes proprement dit; ils ont ainsi pu franchir le Rhône sans avoir à faire le détour par le Jura. Le *Coronilla minima* tétraploïde dont l'optimum dans les Cévennes se situe entre 400 et 800 m a progressé d'une part vers le nord (Bourgogne, Bassin parisien) et d'autre part vers l'est jusque dans les Alpes maritimes et ligures d'où il a gagné les Apennins (fig. 54). La race hexaploïde du *C. minima*, plus thermophile, n'a étendu son aire (jusque dans le Valais central) qu'à la faveur d'une période xérothermique. Le schéma

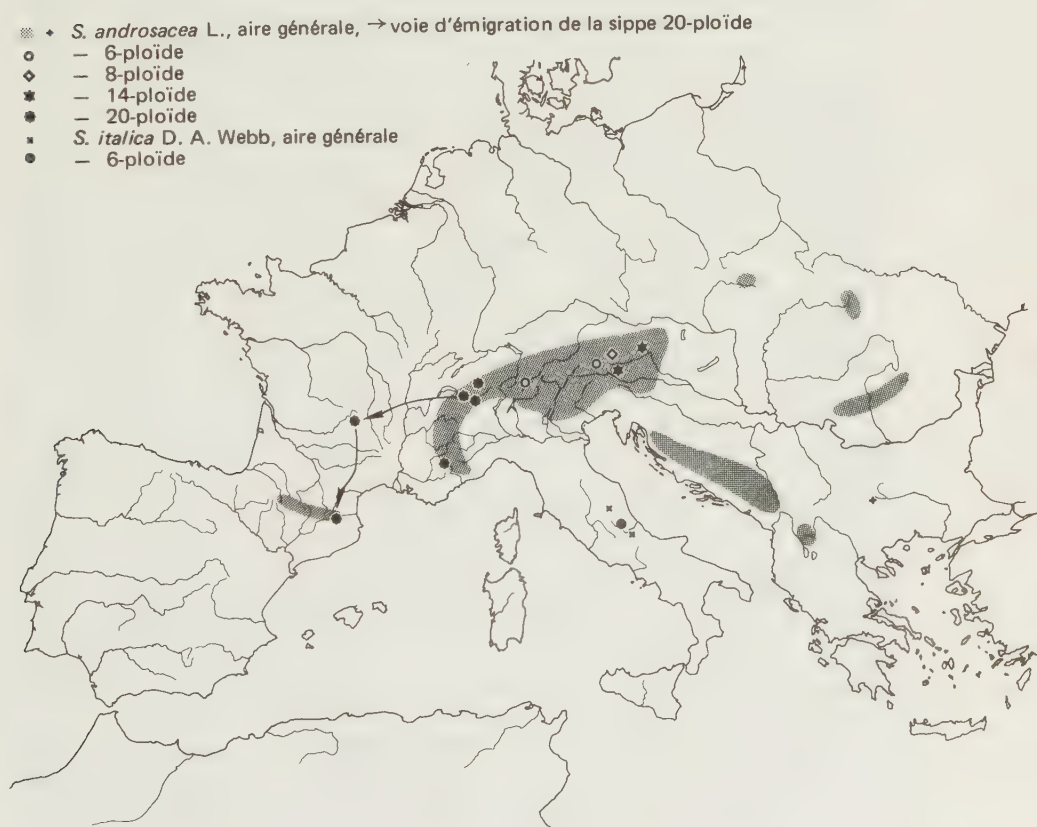


Fig. 59. — Distribution de l'espèce collective *Saxifraga androsacea* L. dans le domaine européen (l'espèce est encore représentée en Asie centrale; cf. Meusel & al., 1965).



Fig. 60. – Distribution des races chromosomiques de l'espèce collective *Jasione levis* Lam. (= *J. perennis* L.).

est sans doute le même pour le *Koeleria vallesiana* hexaploïde d'origine vraisemblablement ibérique, très répandu dans tout le Midi de la France entre 0 et 1000 m mais qui monte parfois à plus de 2000 m. Sa présence au pied du Jura et en Alsace où il participe aux enclaves xérothermiques témoigne aussi dans ces régions d'un passé à climat plus chaud et plus sec. Quant aux populations alpiennes du *Paronychia kapela* enfin (fig. 28), leurs caractères morphologiques très proches de ceux des colonies pyrénéennes-orientales ainsi que leur valence tétraploïde parlent en faveur d'une immigration à partir des Pyrénées (subsp. *serpyllifolia*) plutôt que des Apennins (subsp. *kapela*). Enfin dans quelques exemples, l'émigration pyrénéenne a été incomplète et n'a pas atteint les Alpes: *Jasione levis* (fig. 60) et *Silene ciliata* (fig. 22) diploïdes et tétraploïdes dans une partie de leur aire ibéro-pyrénéenne mais fortement polyploïdes dans le Massif Central, *Jasione humilis*, hexaploïde au Mt-Dore mais tétraploïde dans certaines de ses populations pyrénéennes ou cantabriques, *Galium hircynicum* tétraploïde en France mais diploïde dans les montagnes du centre et de l'ouest de la Péninsule ibérique.

Braun-Blanquet (1923) faisait déjà remarquer que les espèces sténoïques n'avaient pas participé aux échanges floristiques entre les Alpes et les Pyrénées. Nos observations coïncident parfaitement avec les vues de cet auteur. L'amplitude écologique des *Minuartia sedoides*, *Bupleurum ranunculoides*, *Tanacetum alpinum*, *Senecio doronicum*, etc. est assez grande et, ce qui nous paraît déterminant, il s'agit d'espèces amphiclinales. Elles ont ainsi pu franchir indifféremment les relais calcaires et siliceux qui jalonnent les voies d'émigration. En revanche, les espèces qui n'ont pas effectué la migration complète des Pyrénées vers les Alpes se comportent toutes dans les Pyrénées comme des silicoles exclusifs ou préférés. Ainsi les *Jasione humilis* et *Silene ciliata* se sont arrêtés au Mt. Dore alors que les *Jasione levis* et *Galium hircynicum* évitèrent par le nord le Jura calcaire pour atteindre et dépasser les Vosges. Notons aussi qu'à l'exception du *Saxifraga androsacea* dont l'écologie paraît plus stricte en dépit de son caractère amphicline et qui préfère les groupements ouverts, toutes les espèces qui ont accompli une partie au moins de la migration s'intègrent presque indifféremment aux pelouses et aux formations rupicoles ou pionnières. Tout porte à croire que les rupicoles stricts ou les espèces inféodées aux éboulis (*Ranunculus parnassifolius*, *Poa* gr. *cenisia*, etc.) n'ont pas été entraînés par les courants migrants. Même si les régions basses leur étaient devenues "climatiquement" accessibles au moment des glaciations, les groupements favorables à leur extension horizontale faisaient défaut, car à aucun moment il n'y a eu continuité de moraines et d'éboulis entre les Pyrénées et les Alpes.

En résumé, et avec toute la prudence qu'impose la mise en valeur incomplète de nos résultats, nous croyons pouvoir dire que les flores orophiles alpiennes et pyrénéennes doivent leur haut pourcentage de taxons communs à une ancienne flore tertiaire alpino-pyrénéenne et à l'apport simultané d'espèces boréo-arctiques durant le Quaternaire. Les flores tertiaires ont eu le temps de se différencier "in situ" d'où l'existence de nombreux vicariants vrais. Durant les glaciations, elles ont été bouleversées et remaniées et ces changements de climat accompagnés de migrations à distance relativement courte ont entraîné dans chacune des chaînes la naissance de polyploïdes rarement identiques. Enfin des migrations lointaines et des échanges ont certainement eu lieu, mais ils n'ont intéressé sans doute qu'un nombre assez limité de taxons.

RÉSUMÉ

Alors que la prospection cytologique de la flore des Alpes est très avancée aujourd'hui, la flore des Pyrénées est restée en marge du courant d'intérêt pour les études cytotaxonomiques. Il paraissait intéressant de combler partiellement cette lacune et sur cette base de tenter une comparaison entre les deux flores.

La partie systématique du travail repose essentiellement sur les données cytologiques relatives à quelque 1900 populations appartenant à 360 taxons différents. L'inventaire cytologique intéresse au premier chef les taxons communs aux deux chaînes et les sippes réputées vicariantes. Un accent particulier a été porté sur les complexes polyploïdes dans le but d'en reconstituer l'histoire. Dans ce cas, la prospection cytologique déborde le cadre pyrénéo-alpin et s'étend à tous les principaux domaines de l'aire des espèces collectives. Les exemples les mieux documentés sont illustrés par des cartes de distribution des différentes races chromosomiques.

Les résultats cytologiques, appuyés par des observations morphologiques, anatomiques, palynologiques et écologiques ont permis de revoir la taxonomie infraspécifique de nombreux groupes complexes. Citons en particulier les *Festuca paniculata*, *Koeleria vallesiana*, *Arenaria grandiflora*, *Paronychia kapela*, *Ranunculus parnassifolius*, *Ranunculus pyrenaicus*, *Oxytropis foucaudii*-*O. halleri*, etc. Le statut controversé de taxons tels les *Oreochloa blanka* ou *Ranunculus angustifolius* a été précisé. Enfin, plusieurs taxons infraspécifiques méconnus ont été mis en évidence:

Anthericum liliago var. *multiflorum*
Anthericum liliago var. *sphaerocarpum*
Paronychia kapela subsp. *galloprovincialis*
Paronychia kapela subsp. *baetica*
Ranunculus plantagineus subsp. *occidentalis*
Ranunculus parnassifolius subsp. *favargeri*
Ranunculus parnassifolius subsp. *heterocarpus*

Le genre *Hormathophylla*, inclus autrefois dans le genre *Ptilotrichum*, a fait l'objet d'une révision qui concerne toutes les espèces européennes. L'*Hormathophylla cochleata* ($\equiv$ *Alyssum cochleatum*) découvert dans les chaînes bétiques est signalé en Europe pour la première fois.

La parenté évidente des flores alpine et pyrénéenne, attestée par leur haut coefficient de communauté, est encore confirmée par l'existence de nombreux couples vicariants: *Ranunculus plantagineus* subsp. *occidentalis*-*R. pyrenaicus*, *Gentiana villarsii*-*G. burseri*, etc. En revanche, certaines espèces qui avaient été rapprochées par d'autres auteurs sur la base de leurs caractères morphologiques ou écologiques ne constituent pas des vicariants. Leurs nombres chromosomiques différents en font foi. Parmi les pseudo-vicariants dysploïdes les plus significatifs, mentionnons les *Cerastium latifolium* ($n = 18$) - *C. pyrenaicum* ($n = 19$), *Iberis nana* ($n = 9$) - *I. spathulata* ($n = 7$), *Viola valderia* ($n = 10$) - *V. diversifolia* ($n = 17$, $20 - 26$). De même, l'*Oxytropis foucaudii* diffère à la fois par son nombre chromosomique ($n = 8$) et par sa morphologie de l'*O. halleri* subsp. *halleri* ($n = 16$).

Une quarantaine de cas de polyploïdie intraspécifique ont été décelés à ce jour dans le domaine pyrénéo-alpin. Au sein d'un complexe polyploïde, la variation morphologique affecte moins les polyploïdes que les sippes à basse valence chromosomique qui se sont scindées par spéciation graduelle en plusieurs taxons schizoendémiques. Sauf dans de rares exceptions, les faibles différences entre les diploïdes et leur(s) taxon(s) de substitution ne justifient pas un statut spécifique indépendant pour chaque race chromosomique. Ce fait, étayé par la fréquence des multivalents chez de nombreux polyploïdes, parle en faveur d'une autopolyploï-

pléidie et plus vraisemblablement d'une autopolyploïdie intervariétale (Stebbins, 1947, 1950) [= allopolyploïdie génique de Straub, 1953].

Les distributions plus ou moins documentées de 22 complexes polyploïdes sont établies et discutées. Il en ressort que la répartition des différentes races chromosomiques ne tient pas du hasard, mais dépend dans une large mesure de facteurs historiques, à savoir les fluctuations climatiques durant le Quaternaire, alors que les facteurs écologiques actuels semblent jouer un rôle effacé. Dans certains groupes, l'origine polytopique d'une race polyploïde à aire très disjointe paraît assurée, mais alors la morphologie des différentes populations ne coïncide pas exactement, ce qui laisse penser que les races à basse valence chromosomique impliquées dans la polyploïdie ne sont pas partout les mêmes. Ainsi, les sippes hexaploïdes cantabrique et alpine-jurassienne du *Bupleurum ranunculoides* ou les tétraploïdes centro-pyrénéen et jurassien du *Linum perenne* diffèrent par leurs phénotypes.

La répartition des races chromosomiques obéit à certains grands types de pseudo-vicariance: l'occidentale-orientale, l'australe-septentrionale et l'alpine-planitiaire. Dans les pseudo-vicariances occidentale-orientale et australe-septentrionale, la polyploïdisation est intervenue au cours des glaciations à la suite d'hybridations soit sur le front nord des glaciers entre des sippes affines refoulées à basse altitude, soit sur des massifs refuges entre deux taxons, l'un indigène, l'autre (ré-)immigré. Dans les Alpes, les sippes primitives n'ont persisté qu'au sud-ouest de la chaîne (pseudo-vicariance occidentale-orientale du *Ranunculus plantagineus*) ou sur la plupart des massifs refuges méridionaux (pseudo-vicariance australe-septentrionale du *Minuartia sedoides*). Dans les Pyrénées, où la pseudo-vicariance la plus fréquente est du type oriental-occidental, les territoires de conservation des sippes diploïdes se situent en majorité dans la partie orientale de la chaîne, mais aussi sur le versant aragonais ainsi que dans le domaine pyrénéen-occidental et cantabrique. La pseudo-vicariance alpine-planitiaire résulte du croisement, suivi d'un redoublement du nombre chromosomique, soit d'une sippe orophile ($2x$) refoulée à basse altitude avec un diploïde planitiaire, (sub-)méditerranéen (*Aethionema saxatile*) ou non (*Lotus corniculatus*?), soit d'une polyploïdisation de la sippe méridionale avec établissement du polyploïde entre les aires respectives des diploïdes alpin et méditerranéen (*Anthoxanthum odoratum*?).

Le pourcentage de sippes diploïdes, pas plus que le taux d'endémiques, ne révèle une ancienneté plus grande du peuplement végétal pyrénéen. Ainsi, le nombre de patroendémiques est sensiblement identique dans les deux chaînes. La surrection des Pyrénées, antérieure à celle des Alpes, n'a donc pas laissé de traces notables dans la composition actuelle de la flore.

Le coefficient élevé de taxons communs aux flores orophiles des Alpes et des Pyrénées tient non seulement à l'existence d'une ancienne flore tertiaire alpine-pyrénéenne et à l'apport simultané d'espèces boréo-arctiques, mais aussi à des échanges entre les deux chaînes durant le Quaternaire. Le courant alpin qui a atteint les Pyrénées comprend entre autres espèces les *Minuartia sedoides*, *Saxifraga androsacea*, *Oxytropis halleri* subsp. *halleri*, etc. L'émigration des Pyrénées vers les Alpes a également eu lieu: *Koeleria vallesiana* hexaploïde, *Bupleurum ranunculoides* tétraploïde, etc. Toutes les espèces qui ont réussi à passer d'une chaîne à l'autre se signalent par leur souplesse écologique et en particulier par leur indifférence à la nature du substrat. En revanche, les taxons sténioïques n'ont pas participé aux courants migrateurs ou alors n'ont pu accomplir la migration complète. Parmi ces derniers beaucoup sont des silicoles (presque) exclusifs, du moins dans les Pyrénées (*Silene ciliata*, *Jasione levis*, etc.).

SUMMARY

The systematical part of the present paper is chiefly based on cytological studies of about 1900 populations belonging to 360 different taxa. These studies concern taxa occurring both in the Alps and in the Pyrenees as well as some vicarious taxa replacing each other in these two mountain chains. Special stress has been laid upon the polyploid complexes

in order to elucidate their history. In this case, the cytological studies have been extended to comprise populations from other parts of the main distribution area of the taxa involved. Well-documented species are illustrated in this paper by means of maps showing the distribution of the different chromosome races found.

The cytological results supported by morphological, anatomical, palynological and ecological observations have permitted the present author to revise the infraspecific taxonomy of numerous complex taxa, such as *Festuca paniculata*, *Koeleria vallesiana*, *Arenaria grandiflora*, *Paronychia kapela*, *Ranunculus parnassifolius*, *R. pyrenaicus*, *Oxytropis foucaudii*—*O. halleri*. The controversial status of amongst others *Oreochloa blanda* and *Ranunculus angustifolius* has been elucidated. Finally the position of misinterpreted infraspecific taxa has been clarified, e.g.: *Anthericum liliago* var. *multiflorum* and var. *sphaerocarpum*, *Paronychia kapela* subsp. *galloprovincialis* and subsp. *baetica*, *Ranunculus plantagineus* subsp. *occidentalis*, subsp. *favargeri* and subsp. *heterocarpus*.

The European taxa of the genus *Hormathophylla* formerly included in the genus *Prilotherium* have been revised. *H. cochleata* ($\equiv$ *Alyssum cochleatum*) found in the Betic Cordillera is reported from Europe for the first time.

The near relationships between the Alpine and Pyrenean floras are reflected in the occurrence of a great number of species in common as well as of pairs of vicarious taxa, such as *Ranunculus plantagineus* subsp. *occidentalis*—*R. pyrenaicus* and *Gentiana villarsii*—*G. burseri*. On the other hand, certain species previously grouped together and considered as vicarious taxa by other authors, who studied only their external morphology and ecology, are here shown not to be vicarious forms, having different basic chromosome numbers. The following so called false vicariads, or pseudo-vicarious, dysploid taxa are worth mentioning: *Cerastium latifolium* ($n = 18$) — *C. pyrenaicum* ($n = 19$), *Iberis nana* ($n = 9$) — *I. spathulata* ($n = 7$), *Viola valderia* ($n = 10$) — *V. diversifolia* ($n = 17, 20-26$). In the same way, *Oxytropis foucaudii* ($n = 8$) differs from *O. halleri* subsp. *halleri* ($n = 16$) not only in its chromosome number but also in its morphology.

About forty cases of infraspecific polyploidy have been discovered in the two mountain areas studied by the present author. Generally, the morphological differences between the different chromosome races in a polyploid series are smaller than those between diploid schizoendemic taxa which have diverged gradually from each other. Only in very few cases, the morphological differences between the diploid form and its polyploid derivative(s) justify the subdivision of a species into different named population systems or taxa. In many polyploids, multivalent configurations seem to be frequent, a fact which argues in favour of autopolyploidy and, probably, intervarietal autopolyploidy according to Stebbins [1947, 1950] (genic allopolyploidy according to Straub 1953).

22 polyploid species complexes have been mapped and the results are discussed. The geographical distribution of the different chromosome races seems to follow a certain pattern, to a large extent owing to historical factors viz. the climatic fluctuations during the Quaternary, while the present-day ecological factors seem to play a small role only. In certain groups, polyploid forms with very disjunct distributions are likely to be of polytopic origin but, in these cases, the morphology of the different populations or population systems does not agree altogether. Thus, the Cantabrian hexaploid populations and the Alpine-Jurassic ones of *Bupleurum ranunculoides* have different phenotypes, which is also the case as to the tetraploid population systems of *Linum perenne* occurring in the Central Pyrenees and in the Jura Mountains respectively.

The distribution patterns of the different chromosome races agree with certain main types of false vicariism. In the "east-west" and "north-south" types of pseudo-vicariism, the polyploidization has taken place in the course of the Pleistocene glaciations, after hybridization, either around the northern margins of the ice sheets and between closely related taxa which would have migrated downwards to lower altitudes, or in ice-sheet "oases" and between two taxa one of which is indigenous, the other (re-)immigrant. In the Alps, the indigenous taxa have survived only south-west of the mountain chain (the "east-west" pseudo-vicariism

of *Ranunculus plantagineus*) or in most of the southern oases (the "north-south" pseudovicariism of *Minuartia sedoides*). In the Pyrenees, where the most frequent type of false vicariads is the "west-east" one, the main conservation area of diploid taxa is situated in the eastern part of the mountain chain but others are also to be found on the Aragonian flank as well as in the Western Pyrenees and in the Cantabrian Mountains. Finally, the "lowland-alpine" of false vicariism is either the result of hybridization, followed by doubling of the chromosome number, between one mountain species (2x) which would have migrated downwards to lower altitudes and one diploid plateaux or lowland species of sub-Mediterranean (*Aethionema saxatile*) or another origin (*Lotus corniculatus?*) – or it is the result of polyploidization of the meridional taxon, with establishment of the polyploid between the areas or the diploid Alpine and Mediterranean taxon respectively (*Anthoxanthum odoratum?*).

Neither the percentage of diploid taxa nor the proportion of endemics in the flora point to a more ancient origin of the Pyrenean flora. Thus, the number of patroendemics is evidently more or less equal in the two mountain chains. The fact that the Pyrenean orogen was previous to the Alpine one does not seem to play a noticeable rôle, as far as the composition of the present-day flora is concerned.

The great number of mountain species in common between the Alps and the Pyrenees points not only to the existence of an ancient (Tertiary) Alpine-Pyrenean flora and to the simultaneous appearance of boreo-arctic species, but also to the occurrence of species migration and gene exchange between the two chains during the Quaternary period. The Alpine emigrants which have reached the Pyrenees comprise among others *Minuartia sedoides*, *Saxifraga androsacea*, *Oxytropis halleri* subsp. *halleri*. A migration from the Pyrenees towards the Alps has also taken place: hexaploid *Koeleria vallesiana*, tetraploid *Bupleurum ranunculoides*, etc. All the species that have succeeded in passing from one chain to the other are euryplastic, characterized by possessing wide ranges of tolerance of ecological and, particularly, edaphic conditions. On the contrary, the stenoplastic plants have not participated in the migration, or, their migration was not successful. Among the latter many are (nearly) exclusively silicicole, at least in the Pyrenees (*Silene ciliata*, *Jasione levis*, etc.).

ZUSAMMENFASSUNG

Der systematische Teil der Arbeit beruht hauptsächlich auf zytologische Untersuchungen von etwa 1900 Populationen, die 360 verschiedenen Taxa zuzuordnen sind, wobei das Schwergewicht auf diejenigen gelegt wurde, die in beiden Gebirgsketten verbreitet sind, sowie auf eventuell vikariierende Sippen. Darüber hinaus wurde versucht, die Entstehung polyploider Gruppen zu klären. Ergänzend wurden die Hauptverbreitungsgebiete der untersuchten Kollektiven ermittelt. Soweit ausreichende Angaben zur Verfügung standen, wurden für die Taxa verschiedener Chromosomenrassen Verbreitungskarten angelegt.

Gestützt auf die Resultate der zytologischen Untersuchungen, die durch morphologische, anatomische, palynologische und ökologische Angaben ergänzt wurden, war es möglich, die infrasppezifische Taxonomie einer Anzahl komplexer Gruppen zu revidieren. Dafür seien als Beispiele folgende Taxa genannt: *Festuca paniculata*, *Koeleria vallesiana*, *Arenaria grandiflora*, *Paronychia kapela*, *Ranunculus parnassifolius*, *Ranunculus pyrenaicus*, *Oxytropis foucaudii*–*Oxytropis halleri*. Die unsichere Stellung einiger Taxa wie die von *Oreochloa blanda* oder *Ranunculus angustifolius* konnte präzisiert werden. Schliesslich wurden genauere Untersuchungen an verschiedenen, bisher nur ungenügend bearbeiteten, infrasppezifischen Taxa wie *Anthericum liliago* var. *multiflorum*, *A. liliago* var. *sphaerocarpum*, *Paronychia kapela* subsp. *gallo-provincialis*, *P. kapela* subsp. *baetica*, *Ranunculus plantagineus* subsp. *occidentalis*, *R. parnassifolius* subsp. *favargeri*, *R. parnassifolius* subsp. *heterocarpus* durchgeführt.

Die europäischen Arten der Gattung *Hormathophylla*, die bisher der Gattung *Ptilotrichum* zugerechnet wurde, wurden revidiert. *Hormathophylla cochleata* wird erstmals für Europa aus der betischen Gebirgskette angegeben.

Die klare Verwandtschaft zwischen den Floren der Alpen und der Pyrenäen wird durch das Vorkommen vikariierender Arten-Paare wie *Ranunculus plantagineus* subsp. *occidentalis*–*R. pyrenaeus*, *Gentiana villarsii*–*G. burseri* bestätigt. Dagegen konnte an Hand ihrer verschiedenen Chromosomensätze nachgewiesen werden, dass es sich bei einigen Arten, die von anderen Autoren auf Grund morphologischer und ökologischer Merkmale als eng verwandt angesehen werden, nicht um Vikarianten handelt. Als Beispiele für dysploide Pseudovikarianten seien genannt: *Cerastium latifolium* ($n = 18$) – *C. pyrenaicum* ($n = 19$), *Iberis nana* ($n = 9$) – *I. spathulata* ($n = 7$), *Viola valderia* ($n = 10$) – *V. diversifolia* ($n = 17, 20-26$). Ebenso weicht *Oxytropis foucaudii* sowohl durch seine Chromosomenzahl ($n = 8$) als auch durch morphologische Merkmale von *O. halleri* subsp. *halleri* ($n = 16$) stark ab.

Im Pyrenäen- und Alpengebiet konnten bis jetzt etwa 40 Fälle von infraspezifischer Polyploidie nachgewiesen werden. Dabei konnte festgestellt werden, dass die morphologische Variabilität bei polyploiden Sippen geringer ist als bei Sippen mit niedrigen Chromosomensätzen, die sich graduell zu schizoendemischen Taxa entwickelt haben. Bis auf einige Ausnahmen erlauben es die geringen Unterschiede zwischen den vikariierenden Sippenpaaren nicht, jeder Chromosomenrasse den Artrang zuzuerkennen. Diese Tatsache, bestätigt durch die Häufigkeit der Multivalenten vieler Polyploide, weist auf intervarietate Autopolyploidie (Stebbins, 1947, 1950) bzw. genische Allopolyploidie (Straub, 1953) hin.

Der Autor diskutiert im Weiteren die Verbreitung von 22 Diploid-Komplexen, die hauptsächlich von historischen Faktoren, wie Klimaänderungen im Quartär, beeinflusst wurden, während die heute herrschenden Faktoren wie z.B. ökologische nur eine geringe Rolle spielen. Bei einigen Gruppen scheint die Herkunft einer polyploiden Rasse mit disjunkter Verbreitung polytop zu sein, wenngleich sich die verschiedenen Populationen morphologisch nur geringfügig unterscheiden. Das lässt vermuten, dass polyploide Rassen mit niedrigen Chromosomenzahlen nicht immer die gleichen sind. Hexaploide, kantabrische und alpin-jurassische Sippen von *Bupleurum ranunculoides* oder tetraploide Sippen von *Linum perenne* der Zentralpyrenäen und des Jura lassen sich phänotypisch eindeutig unterscheiden.

Bei der Verbreitung der Chromosomenrassen lassen sich einige Haupttypen unterscheiden. Bei der west-östlich und süd-nördlich gerichtete Pseudovikarianz mit Polyploidisierung während der Eiszeit, wobei sich entweder an der Gletschernordfront in die Tieflagen abgedrängte verwandte Sippen kreuzten, oder auf Refugialmassiven ein autochthones und ein zu- bzw. rückgewandertes Taxon. In den Alpen konnten sich die primitiven Sippen nur an der Südwestkette durchsetzen (west-östliche Pseudovikarianz von *Ranunculus plantagineus*), oder in den schutzbietenden Gebirgsmassiven des Südens (süd-nördliche Pseudovikarianz von *Minuartia sedoides*). In den Pyrenäen begegnet man vor allem dem ost-westlichen Pseudovikarianz-Typ; die meisten diploiden Sippen haben sich vorwiegend im östlichen Teil der Gebirgskette, an den Hängen Aragoniens, in den Westpyrenäen und in Kantabrien erhalten. Die alpin-planitiäre Pseudovikarianz entsteht durch Kreuzung, mit nachfolgender Chromosomenzahlverdoppelung, zwischen einer ins Tiefland abgedrängten, diploiden orophilen Sippe und einer ebenfalls diploiden (sub-) mediterranen (*Aethionema saxatile*) oder nichtmediterranen (*Lotus corniculatus*) Tieflandsippe; oder aber durch Polyploidisierung einer südlichen Tieflandsippe, wobei das polyploide Taxon den Raum zwischen den Arealen des alpinen und des mediterranen Diploiden besiedelt (*Anthoxanthum odoratum*?).

Weder der Prozentsatz der diploiden Sippen noch die Anzahl der Endemiten lässt auf ein höheres Alter der Pyrenäenflora schliessen. So ist die Anzahl der Patroendemiten in beiden Massiven identisch. Die Auffaltung der Pyrenäen, die älter als die der Alpen ist, hat keine merklichen Spuren in der Zusammensetzung der heutigen Flora hinterlassen.

Der festgestellte Koeffizient der verbreiteten Taxa der Gebirgsfloren der Alpen und der Pyrenäen spricht nicht nur für die Existenz einer alten alpine-pyrenäischen Tertiärflora, sondern auch für den Austausch zwischen beiden Ketten während des Quartärs. Der alpine Einfluss, der die Pyrenäen erreichte, schliesst neben anderen Arten *Minuartia sedoides*, *Saxifraga*

androsacea und *Oxytropis halleri* subsp. *halleri* ein. Eine entgegengerichtete Beeinflussung der Floren hat ebenfalls stattgefunden: *Koeleria vallesiana* (hexaploid), *Bupleurum ranunculoides* (tetraploid). Andere ökologisch nicht so flexible Arten wie die silikatgebundenen Pyrenäenpflanzen *Silene ciliata*, *Jasione levis*, konnten diese Bewegungen nicht mitvollziehen.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adanson, M. (1763) *Famille des plantes*. Vol. 2. Paris.
- Allioni, C. (1785) *Flora pedemontana...* Vol. 2. Augustae Taurinorum.
- Ascherson, P. F. A. & K. O. P. P. Graebner (1899) *Synopsis der mitteleuropäischen Flora*. Vol. 2/1: 65-304.
- & K. O. P. P. Graebner (1900) *Synopsis der mitteleuropäischen Flora*. Vol. 2/1: 304-544.
- Aubert, D. (1965) Calotte glaciaire et morphologie jurassienne. *Eclog. Geol. Helv.* 58: 555-578.
- Aubert, S. (1901) *La flore de la vallée de Joux*. Zürich.
- (1932) Plantes étrangères introduites par semis à la Vallée de Joux. *Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat.* 57: 593-595.
- Avdulov, N. P. (1928) Systematicheskaya kariologiya semeestva Gramineae. *Drievnik vsesojuznogo Sezda Botanikov Leningrade* 1928: 65-66.
- (1931) *Karyo-systematische Untersuchung der Familie Gramineen*. Leningrad.
- Bajon, R. & F. Greber (1971) Application de l'analyse factorielle des correspondances à l'identification d'une population alpine silicicole du *Poa cenisia* All. (Graminées). In: Actes du colloque sur la flore et la végétation des chaînes alpine et jurassienne. *Ann. Litt. Univ. Besançon* (s.n.) pp. 255-270.
- Baksay, L. (1956) Cytotaxonomical studies on the flora of Hungary. *Ann. Hist.-Nat. Mus. Natl. Hung.* 7: 321-334.
- Barbero, M. (1966) A propos de trois espèces rupicoles endémiques des Alpes ligures. *Bull. Soc. Bot. France* 113: 330-341.
- & G. Bono (1967) Groupements des rochers et éboulis siliceux du Mercantour-Argentera et de la chaîne ligure. *Webbia* 22: 437-467.
- & G. Bono (1973) La végétation orophile des Alpes apuanes. *Vegetatio* 27: 1-48.
- Barros Neves, J. de (1950) Sobre a cariologia de algumas espécies de *Ranunculus* L. et de *Ornithogalum* L. da flora do Gerês. *Agron. Lusit.* 12: 601-610.
- Baudière, A. (1970) *Introduction à la 99^e session extraordinaire de la Société Botanique de France. II. Font-Romeu, 4-13 juillet 1970* (avec la collaboration de L. Serve & G. Soutadé). Ronéotypé.
- & Ph. Küpfer (1968) Sur les peuplements d'Astragales épineux de la partie orientale de la chaîne pyrénéenne. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 91: 75-85.
- Becherer, A. (1956) *Florae vallesiaca supplementum*. *Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges.* 81: 1-556.
- (1958) Le *Sesleria disticha* (Wulfen) Pers. dans les Alpes françaises. *Candollea* 16: 85-89.
- Beuret, E. (1974) Cytologie et distribution de *Trisetum distichophyllum* (Vill.) P. B. et *Trisetum argenteum* (Willd.) Roem. & Schult. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 97: 235-247.
- Bielecki, E. (1955) Cyto-taxonomical studies in *Oreochloa disticha* Link, *Sesleria uliginosa* Opiz and *S. calcaria* Opiz. *Acta Soc. Bot. Poloniae* 24: 147-162.
- Björkman, S. O. (1954) Chromosome studies in *Agrostis*, II. *Hereditas* 40: 254-258.
- (1960) Studies in *Agrostis* and related genera. *Symb. Bot. Upsal.* 17: 1-112.
- Blackburn, K. B. (1928) Chromosome numbers in *Silene* and the neighbouring genera. *Indukt. Abstammungs Vererbungsl. Suppl.* 1: 439-446.
- (1933) On the relation between geographic races and polyploidy in *Silene ciliata* Pourr. *Genetica* 15: 49-66.

- Blackburn, K. B. & J. K. Morton (1957) The incidence of polyploidy in the Caryophyllaceae of Britain and of Portugal. *New Phytol.* 56: 344-351.
- Böcher, T. W. (1961) Experimental and cytological studies on plant species, VI. *Dactylis glomerata* and *Anthoxanthum odoratum*. *Bot. Tidsskr.* 56: 314-335.
- & K. Larsen (1950) Chromosome numbers of some arctic or boreal flowering plants. *Meddel. Grønland.* 147/6: 1-32.
- Boissier, E. (1839-1845) *Voyage botanique dans le Midi de l'Espagne...* Paris.
- (1867, 1872) *Flora orientalis...* Vol. 1, 2. Genève & Basel.
- & G. F. Reuter (1852) *Pugillus plantarum novarum Africae borealis...* Genève.
- Boivin, B. (1967) Etudes sur les *Oxytropis* DC. — II. *Naturaliste Canad.* 94: 73-78.
- Bolkhovskikh, Z., V. Grif, T. Matvejeva & O. Zakharyeva (1969) *Chromosome numbers of flowering plants.* Leningrad.
- Bolós, O. de & P. Font Quer (1962) Combinationes novae. *Collect. Bot. (Barcelona)* 6: 355-356.
- Bonnet, A. L. M. (1963) Contribution à l'étude caryologique du genre *Alyssum* L. (s.lat.). *Naturalia Monspel., Sér. Bot.* 15: 41-52.
- & N. Roussine (1957) Contribution à l'étude de *Androsace villosa* L. *Naturalia Monspel., Sér. Bot.* 9: 15-20.
- Borgen, L. (1969) Chromosome numbers of vascular plants from the Canary Islands, with special reference to the occurrence of polyploidy. *Nytt Mag. Bot.* 16: 18-121.
- (1970) Chromosome numbers of Macaronesian flowering plants. *Nytt Mag. Bot.* 17: 145-161.
- Borgmann, E. (1964) Anteil der Polyploiden in der Flora des Bismarckgebirges von Ostneuguinea. *Z. Bot.* 52: 118-172.
- Borril, M. (1963) Experimental studies of evolution in *Anthoxanthum* (Gramineae). *Genetica* 34: 183-210.
- Borsos, O. Sz. (1971) Contribution to the knowledge on the chromosome numbers of phanerogams growing in Hungary and south-eastern Europe, II. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 17/1-2: 37-46.
- Bory de Saint-Vincent, J. (1820) Florule de Sierra Nevada. *Ann. Gén. Sci. Phys.* 3: 13.
- Bowden, W. M. (1945) A list of chromosome numbers in higher plants, I. *Amer. J. Bot.* 32: 81-92.
- Braun-Blanquet, J. (1923) *L'origine et le développement des flores dans les Massif Central de France.* Paris & Zürich.
- (1926a) Le "climax complexe" des landes alpines (Genisteto-Vaccinon du Cantal). In J. Braun-Blanquet & al.: Etudes phytosociologiques en Auvergne. Rapport sur une excursion inter-universitaire. *Arvernia Biol.* 2: 29-48.
- & al. (1926b) Etudes phytosociologiques en Auvergne. Rapport sur une excursion inter-universitaire. *Arvernia Biol.* 2: 1-95.
- (1945a) Notes critiques sur la flore des Pyrénées orientales. *Trav. Soc. Pharm. Montpellier* 4: 219-236.
- (1945b) Das boreoarktische Florenelement in den südwesteuropäisch-nordafrikanischen Hochgebirgen. *Commun. Stat. Int. Géobot. Médit. Montpellier* 89: 95-110.
- (1947) *Poa fontquerii* Br.-Bl. en Corse. *Commun. Stat. Int. Géobot. Médit. Montpellier* 93: 10-12.
- (1948) La végétation alpine des Pyrénées orientales. *Commun. Stat. Int. Géobot. Médit. Montpellier* 98.
- (1952) *Les groupements végétaux de la France méditerranéenne.* Vaison-la-Romaine.

- Braun-Blanquet, J. (1961) *Die inneralpine Trockenvegetation*. Stuttgart.
- (1969) *Die Pflanzengesellschaften der rätischen Alpen im Rahmen ihrer Gesamtverbreitung. I. Teil*. Chur.
- & E. Rübel (1932) *Flora von Graubünden*. Bern & Berlin.
- Briquet, J. (1901) Recherches sur la flore des montagnes de la Corse et ses origines. *Annuaire Conserv. Jard. Bot. Genève* 5: 12-119.
- (1910) *Prodrome de la flore corse*. Vol. 1. Genève.
- Brown, R. (1826) *Observations on the structure and affinities of the more remarkable plants collected by the late Walter Dudley, M. D. and Major Denham and Captain Clapperton...* London.
- Burnat, E. (1892) *Flore des Alpes maritimes*. Vol. 1. Genève, Bâle & Lyon.
- (1901) *Flore des Alpes maritimes...* 3: 173-332. Genève, Bâle & Lyon.
- Candolle, A. P. de (1808) Rapport sur un voyage botanique et agronomique dans les départements du Sud-Ouest. *Mém. Agric. Soc. Agric. Dép. Seine* 11: 1-72.
- (1824) *Prodromus systematis vegetalis regni vegetabilis...* Vol. 1. Parisiis.
- Cañigual, J. (1953) Algunos datos sobre la flora de Mallorca. *Collect. Bot. (Barcelona)* 3: 309-323.
- Cauwet, A. M. (1971) Contribution à l'étude caryosystématique du genre *Bupleurum* (Tourn.) L., III. *Bull. Soc. Bot. France* 118: 55-68.
- Chassagne, M. (1956) *Inventaire analytique de la flore d'Auvergne et contrée limitrophe des départements voisins*. Vol. 1. Paris.
- Chaudhuri, M. N. (1968) A revision of the Paronychiinae. *Meded. Bot. Mus. Herb. Rijks Univ. Utrecht*. Vol. 285.
- Chouard, P. (1942, 1943) Le peuplement végétal des Pyrénées centrales. 1. Les montagnes calcaires de la vallée de Gavarnie, I; II. *Bull. Soc. Bot. France* 89: 257-260; 90: 1-4, 25-29.
- Christen, R. (1950) Untersuchungen über die Embryologie pseudogamer und sexueller Rubusarten. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 60: 153-198.
- Chrték, J. (1967) Anmerkungen zur Art *Trisetum baregense* Laff. & Miég. *Novit. Bot. Delect. Semin. Horti Bot. Univ. Carol. Prag.* 1967: 3-7.
- Claustres, G. (1966) Les glumales des Pyrénées ariégeoises centrales. *Bot. Rhodonica*, Ser. A, 1.
- Contandriopoulos, J. (1962) *Recherches sur la flore endémique de la Corse et sur ses origines*. Montpellier.
- (1969) Contribution à l'étude cytotonomique des Alysseae Adams de Grèce. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 79: 313-334.
- (1971) La flore orophile de la Corse: origine, rapports avec celle des Alpes et des montagnes de l'Europe méridionale. In: Actes du colloque sur la flore et la végétation des chaînes alpine et jurassienne. *Ann. Litt. Univ. Besançon* (s.n.) pp. 205-222.
- & C. Favarger (1959) Existence de races chromosomiques chez *Chrysanthemum alpinum* L. Leur répartition dans les Alpes. *Rev. Gén. Bot.* 66: 341-358.
- Cosson, E. & M. C. Durieu de Maisonneuve (1857) Notes sur quelques espèces nouvelles d'Algérie. *Bull. Soc. Bot. France* 4: 11-19.
- Coste, H. (1900-1901) *Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes*. Vol. 1. Paris.
- Coulon, J. de (1923) *Nardus stricta*. Etude physiologique, anatomique et embryologique. *Mém. Soc. Vaud. Sci. Nat.* 6: 245-332.
- Cuatrecasas, J. (1929) Estudios sobre la flora y la vegetación del macizo de Mágina. *Trab. Mus. Ci. Nat. Barcelona* 12.

- Dalla Torre, K. W. & L. Sarnthein (1909) *Flora von Tirol, Vorarlberg und Liechtenstein* 6, 2. Innsbruck
- Delay, C. (1947) Recherches sur la structure des noyaux quiescents chez les Phanérogames. *Rev. Cytol. Cytophysiol. Vég.* 9: 169-222; 10: 103-229
- (1968) Orophytes d'Europe méridionale. *Inform. Annuelles Caryosyst. Cytogénét.* 2: 13-22.
- (1969) Halophytes III. *Inform. Annuelles Caryosyst. Cytogénét.* 3: 17-20.
- & D. Petit (1971) Littoral Atlantique du Maroc. *Inform. Annuelles Caryosyst. Cytogénét.* 5: 1-16.
- Delcourt, E. (1972) Contribution à l'étude cytotaxinomique de *Hieracium pilosella* L. *Bull. Soc. Bot. France* 119: 286-302.
- Desvaux, N. A. (1814) Coup d'œil sur la famille des plantes Crucifères. *J. Bot. Agric.* 3: 145-187.
- Deyl, M. (1946) Study of the genus *Sesleria*. *Opera Bot. Čechica* 3.
- Diels, L. (1910) Genetische Elemente in der Flora der Alpen. *Bot. Jahrb. Syst.* 44 (Beiblatt 102): 7-46.
- Domin K. (1907) Monographie der Gattung *Koeleria*. *Biblioth. Bot.* 65.
- Dudley, T. R. (1964a) Studies in *Alyssum*: near eastern representatives and their allies, I. *J. Arnold Arbor.* 45: 57-100.
- (1964b) Synopsis of the genus *Alyssum*. *J. Arnold Arbor.* 45: 358-373.
- (1964c) Synopsis of the genus *Aurinia* in Turkey. *J. Arnold Arbor.* 45: 390-400.
- & J. Cullen (1965) Studies in the Old World *Alysseae* Hayek. *Feddes Repert.* 71: 218-228.
- Durand, B. (1962) Un complexe polyploïde méconnu: *Mercurialis annua* L. *Rev. Cytol. Biol. Vég.* 25: 337-341.
- Elvers, I. (1932) A cytological and embryological study of *Anthericum liliago* × *ramosum*. *Svensk Bot. Tidskr.* 26: 13-24.
- Emberger, L. (1942) Un projet de classification des climats du point de vue phytogéographique. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 77: 97-124.
- (1960) *Traité de botanique systématique*, vol. 2: *Les végétaux vasculaires*. Paris.
- & R. Maire (1929) Matériaux pour la flore marocaine, I. *Mém. Soc. Sci. Nat. Maroc* 22.
- & R. Maire (1941) In E. Jahandier & R. Maire. Volume IV. Supplément aux volumes I, II et III. *Catalogue des plantes du Maroc*. Alger.
- Favarger, C. (1946) Recherches caryologiques sur la sous-famille des Silénoidées. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 56: 364-466.
- (1950) Polyploïdie et vicariance dans la flore alpine. *Arch. Julius Klaus-Stiftung Vererbungsf.* 25: 472-477.
- (1952) Contribution à l'étude caryologique et biologique des Gentianacées, II. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 62: 244-257.
- (1956) A propos des "races chromosomiques". *Arch. Julius Klaus-Stiftung Vererbungsf.* 31: 277-285.
- (1957) Sur le pourcentage des polyploïdes dans la flore de l'étage nival des Alpes suisses. *Huitième Congr. Inter. Bot. Paris, (1954) Compt. Rend. Séances, sect. 9 et 10*: 51-55.
- (1959) Notes de caryologie alpine III. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 82: 255-285.
- (1961) Sur l'emploi des nombres chromosomiques en géographie botanique historique. *Ber. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel* 32: 119-146.
- (1962a) Contribution à l'étude cytologique des genres *Minuartia* et *Arenaria*. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 85: 53-81

- Favarger, C. (1962b) Contribution de la biosystématique à l'étude des flores alpine et jurassienne. *Rev. Cytol. Biol. Vég.* 25: 397-410.
- (1963) Nouvelles recherches sur les populations alpines et carpathiques d'*Arenaria ciliata* L. sens. lat. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 73: 161-178.
 - (1964a) Recherches cytotaxinomiques sur quelques *Erysimum*. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 74: 5-40.
 - (1964b) Cytotaxonomie et endémisme. *Compt. Rend. Sommaire Séances Soc. Biogéogr.* 357: 23-44.
 - (1964c) Die zytotaxonomische Erforschung der Alpen-flora. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 77: 73-83.
 - (1965a) Notes de caryologie alpine IV. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 88: 5-60.
 - (1965b) A striking polyploid complex in the alpine flora: *Arenaria ciliata* L. *Bot. Not.* 118: 274-280.
 - (1967) Cytologie et distribution des plantes. *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.* 42: 163-206.
 - (1969) Notes de caryologie alpine V. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 92: 13-30.
 - (1971a) Relations entre la flore méditerranéenne et celle des enclaves à végétation sub-méditerranéenne d'Europe centrale. *Boissiera* 19: 149-168.
 - (1971b) L'exploration cytotaxonomique des flores alpine et jurassienne. In: Actes du colloque sur la flore et la végétation des chaînes alpine et jurassienne. *Ann. Litt. Univ. Besançon* (s.n.) pp. 139-165.
 - (1972a) Nouvelle contribution à l'étude cytologique du genre *Erysimum* L. *Ann. Sci. Univ. Besançon*, sér. 3, Bot., 12: 49-56.
 - (1972b) Endemism in the montane floras of Europe. In: D. H. Valentine, *Taxonomy, phytogeography and evolution*: 191-204. London & New York.
 - (1972c) Sur quelques *Arenaria* d'Europe et d'Asie occidentale. *Bot. Not.* 125: 465-476.
 - (1972d) Contribution à l'étude cytotaxonomique de la flore des Apennins. I. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 95: 11-34.
 - & J. Contandriopoulos (1961) Essai sur l'endémisme. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 71: 384-408.
 - & Ph. Küpfer (1968) Contribution à la cytotaxonomie de la flore alpine des Pyrénées. *Collect. Bot. (Barcelona)* 7: 325-357.
 - & Ph. Küpfer (1969) Monotopisme ou polytopisme? Le cas de *Viola parvula* Tin. *Bol. Soc. Brot.* 43: 315-331.
 - & Ph. Küpfer (1970) Dysploidie et chromosomes surnuméraires dans l'espèce collective *Carduus defloratus* L. agg. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 80: 269-288.
- Fernandes, A. (1950) Sobre a carilogia de algumas plantas da Serra do Gerês. *Agron. Lusit.* 12: 551-600.
- & M. Queiros (1969) Contribution à la connaissance cytotaxonomique des Spermatophyta du Portugal, I. Graminae. *Bol. Soc. Brot.* 43: 3-140.
 - Fiori, A. (1924) *Nuova flora analitica d'Italia...* Vo. 1: 481-800. Firenze.
- Fischer, M. (1969) Einige Chromosomenzahlen aus den Gattungen *Veronica*, *Pseudolysimachion*, *Paederota*, *Wulfenia* und *Lagotis* (Scrophulariaceae-Veronicinae). *Oesterr. Bot. Z.* 116: 430-443.
- Foucaud, J. (1900) Additions à la flore de Corse. *Bull. Soc. Bot. France* 47: 83-102.
- Fournier, P. (1961) *Les quatre flores de France*. Paris.
- Gadella, W. J. & E. Kliphuis (1970) Chromosome studies in some flowering plants collected in the French Alps (Haute Savoie). *Rev. Gen. Bot.* 77: 487-497.
- Gagnieu, A. & R. Linder (1955) Matériel d'expérimentation et démonstration. *Jard. Bot. Strasbourg, Index Seminum*, 1955: 19-22.

- Gamisans, J. (1970) Contribution à l'étude de la flore de la Corse. *Candollea* 25: 105-141.
- Gaudin, I. (1828) *Flora Helvetica*... Vol. 3. Turici.
- Gaussen, H. (1953 et suiv.) Catalogue-Flore des Pyrénées. *Monde Pl. (Toulouse)* n^{os} 293-297 et suiv.
- (1964) Au sujet des causes de l'endémisme. *Compt. Rend. Sommaire Séances Soc. Biogéogr.* 356: 13-19.
 - (1969) Catalogue-Flore des Pyrénées. *Monde Pl. (Toulouse)* n^o 362
 - & P. Le Brun (1964) A propos d'"endémiques pyrénéennes". *Soc. Linn. Lyon* 7: 272-273.
 - & C. Leredde (1949) Les endémiques pyrénéo-cantabriques dans la région centrale des Pyrénées. *Bull. Soc. Bot. France* 96, 76^e sess. extraord.: 57-83.
 - & C. Leredde (1966) Additions et corrections à la liste des endémiques pyrénéo-cantabriques. *Bull. Soc. Bot. France* 113: 64-65.
- Gautier, G. (1897-1898) Catalogue raisonné de la flore des Pyrénées-Orientales. *Soc. Agric. Pyrénées-Orientales*. Paris.
- Gervais, C. (1965) Nombres chromosomiques chez quelques graminées des Alpes. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 88: 61-64.
- (1973) Contribution à l'étude cytologique et taxonomique des avoines vivaces. *Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges.* 88.
- Gillot, F. X. (1894) Une nouvelle espèce d'Oxytropis: Oxytropis foucaudi. *Ann. Soc. Sci. Charente-Inférieure* 31: 47-52.
- Godet, Ch.-H. (1853) *Flore du Jura*. Neuchâtel.
- Grenier, Ch. (1865) *Flore de la chaîne jurassique*. Besançon.
- Guinea López, E. (1953) *Geografía botánica de Santander*. Santander.
- Guinochet, M. (1938) *Etudes sur la végétation de l'étage alpin dans le bassin supérieur de la Tinée (Alpes-Maritimes)*. Lyon.
- (1946) Sur l'existence dans le Jura central de races écologiques aneuploïdes et polyploïdes chez *Cardamine pratensis* L. *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris* 222: 1131-1133.
 - (1967) Sur les nombres chromosomiques de quelques espèces dans les Alpes maritimes et certaines stations limitrophes. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 264: 1623-1625.
 - & A. Logeais (1962) Premières prospections caryologiques dans la flore des Alpes maritimes. *Rev. Cytol. Biol. Vég.* 25, fasc. 3-4: 465-479.
- Gutermann, W. & H. Merxmüller (1961) Die europäischen Sippen von Oxytropis sectio Oxytropis. *Mitt. Bot. Staatsamml. München* 4: 199-275.
- Hackel, E. (1882) *Monographia Festucarum europaeorum*. Kassel & Berlin.
- Hadač, E. (1969) Die Pflanzengesellschaften des Tales "Dolina Siedmich pramenov" in der Belaer Tatra. *Vegetácia ČSSR* 2.
- Haller, A. von (1768) *Historia stirpium indigenarum Helvetiae inchoata*. Bernae.
- Hayek, A. von (1924) Prodromus florae peninsulae balkanicae. *Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih.* 30: 1-352.
- Hedberg, I. (1967) Cytotaxonomic studies on *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat., II. Investigations of some Swedish and of a few Swiss population samples. *Symb. Bot. Upsal.* 18: 5-88.
- (1969) Cytotaxonomic studies on *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat., III. Investigation of Swiss and Austrian population samples. *Svensk Bot. Tidskr.* 63: 233-250.
 - (1970) Cytotaxonomic studies on *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat., IV. Karyotypes, meiosis and the origin of tetraploid A. odoratum. *Hereditas* 64: 153-176.
- Hedberg, O. (1967) Chromosome numbers of vascular plants from arctic and sub-arctic North America. *Ark. Bot.* 6: 309-326.

- Hegi, G. (1909) *Illustrierte Flora von Mittel-Europa*. Vol. 2: 129-408. München.
- (1912) *Illustrierte Flora von Mittel-Europa*. Vol. 3: 473-608. München.
- (1923-1924) *Illustrierte Flora Mittel-Europa*. Vol. 4/3. München.
- (1925) *Illustrierte Flora von Mittel-Europa*. Vol. 5/1. München.
- (1939) *Illustrierte Flora von Mittel-Europa*. Ed. 2. Vol. 3. München.
- (1962) *Illustrierte Flora von Mittel-Europa*. Ed. 2. Vol. 3/2: 773-852. München.
- Hermann, F. (1956) *Flora von Nord- und Mitteleuropa*. Stuttgart.
- Hess, H. E., E. Landolt & R. Hirzel (1967, 1970, 1972) *Flora der Schweiz*, vol. 1, 2, 3. Basel & Stuttgart.
- Heywood, V. H. (1961) The flora of the Sierra de Cazorla, S. E. Spain I. *Feddes Repert.* 64/1: 28-73.
- Holmen, K. (1962) Chromosome studies in some arctic Alaskan Leguminosae. *Bot. Not.* 115: 87-92.
- Honda, M. (1926) Revisio graminum Japonicae. *Bot. Mag. (Tokyo)* 40: 317-329.
- Hrishi, N. J. & A. Müntzing (1960) Structural heterozygosity in *Secale Kuprijanovii*. *Hereditas* 46: 745-752.
- Jafri, S. M. H. (1957) Two new Crucifers from Tibet. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh* 22: 207-208.
- Jalas, J. (1950) Zur Kausanalyse der Verbreitung einiger nordischen Os- und Sandpflanzen. *Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. "Vanamo"* 24: 1-362.
- Janchen, E. (1959) In K. Höfler & F. Knoll (ed.) *Catalogus Florae Austriae* 1/4. Wien.
- Jaretsky, R. (1932) Beziehungen zwischen Chromosomenzahlen und Systematik bei den Cruciferen. *Jahrb. Wiss. Bot.* 76: 485-527.
- Johnson, A. W. & J. G. Packer (1968) Chromosome numbers in the flora of Ogotoruk Creek, N. W. Alaska. *Bot. Not.* 121: 403-456.
- Jones, K. (1964) Chromosomes and the nature and origin of *Anthoxanthum odoratum* L. *Chromosoma* 15: 248-274.
- & A. Melderis (1964) *Anthoxanthum odoratum* L. and *A. alpinum* A. & D. Löve. *Bot. soc. Brit. Isles Proc.* 5: 375-377.
- Jordan, A. (1864) *Diagnoses d'espèces d'espèces nouvelles ou méconnues...* I. Paris.
- Jørgensen, C. A., Th. Sorensen & M. Westergaard (1958) The flowering plants of Greenland. A taxonomical and cytological survey. *Biol. Skr.* 9/4.
- Kihara, H. & T. Ono (1927) Chromosomenzahlen und systematische Gruppierung der Rumex-Arten. *Allg. Zellforsch. Mikroskop. Anat.* 4: 475-481.
- Knaben, G. (1968) Chromosome numbers of flowering plants from Central Alaska. *Nytt Mag. Bot.* 15: 239-254.
- & T. Engelskjön (1967) Chromosome numbers of Scandinavian arctic-alpine plant species, II. *Acta Boreal., A, Sci.* 21: 1-57.
- Komarov, V. L. & al. [ed.] (1934) *Flora SSSR*. Vol. 2. Leningrad. Traduction anglaise, Jérusalem (1963).
- (1939) *Flora SSSR*. Vol. 8. Leningrad & Moskva. Traduction anglaise, Jérusalem (1970).
- (1948) *Flora SSSR*. Vol. 13. Leningrad & Moskva. Traduction anglaise, Jérusalem (1972).
- Krajina, V. (1933) Bemerkungen zur Verbreitung und Systematik einiger Arten der Gattung *Festuca* in den rumänischen Karpathen. *Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich* 10: 26-53.
- Kulczynski, S. (1924) Das boreale und arktisch-alpine Element in der mittel-europäischen Flora. *Bull. Int. Acad. Polon. Sci., Cl. Sci. Math., Sér. B, Sci. Nat.* 1923: 127-214.

- Küpfer, Ph. (1968) Nouvelles prospections caryologiques dans la flore orophile des Pyrénées et de la Sierra Nevada. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 91: 87-104.
- (1969) Recherches cytotaxonomiques sur la flore des montagnes de la péninsule ibérique. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 92: 31-48.
 - (1971a) Contribution à l'étude cytologique et phylogénétique de la section *Melanium* Ging. du genre *Viola* L. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 272: 1085-1088.
 - (1971b) Sur quelques problèmes de spéciation dans les montagnes du bassin occidental de la Méditerranée. *Bull. Soc. Bot. France* 118: 667-678.
 - (1971c) Liens génétiques entre les flores alpienne et pyrénéenne. In: Actes du colloque sur la flore et la végétation des chaînes alpine et jurassienne. *Ann. Litt. Univ. Besançon.* (s.n.) pp. 167-185.
 - (1972a) Sur deux espèces orophiles intéressantes des Abruzzes: *Saxifraga italica* D. A. Webb et *Ptilotrichum rupestre* (Tenore) Boissier ssp. *rupestre*. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 95: 43-55.
 - (1972b) Cytotaxonomie et cytogéographie de quelques groupes d'orophytes du bassin occidental de la Méditerranée et des Alpes. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 275: 1753-1756.
 - & C. Favarger (1967) Premières prospections caryologiques dans la flore orophile des Pyrénées et de la Sierra Nevada. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 264: 2463-2465.
- Kurita, M. (1956) Cytological studies in Ranunculaceae, XI. The karyotypes of *Nigella damascena* and some other species. *Jap. J. Genet.* 31: 330-333.
- Laane, M. M. (1966) Chromosome numbers in the flora of eastern Finnmark, I. *Blyttia* 24: 270-276.
- Lacoste, A. (1971) Les groupements à *Festuca spadicea* L. des Alpes maritimes et la définition d'un *Festucetum spadicea* des Alpes austro-occidentales. In: Actes du colloque sur la flore et la végétation des chaînes alpine et jurassienne. *Ann. Litt. Univ. Besançon.* (s.n.) pp. 45-62.
- Laínz, M. (1960) Aportaciones al conocimiento de la flora cántabro-astur, IV. *Bol. Inst. Estud. Asturianos* ser. C, 1: 3-42.
- (1961) Aportaciones al conocimiento de la flora cántabro-astur, V. *Bol. Inst. Estud. Asturianos*, ser. C, 3: 147-186.
 - (1962) Aportaciones al conocimiento de la flora cántabro-astur, VI. *Bol. Inst. Estud. Asturianos*, ser. C, 5: 3-43.
 - (1963) Aportaciones al conocimiento de la flora cántabro-astur, VII. *Bol. Inst. Estud. Asturianos*, ser. C, 7: 35-81.
 - (1964) Aportaciones al conocimiento de la flora cántabro-astur, VIII. *Bol. Inst. Estud. Asturianos*, ser. C, 10: 173-218.
 - (1967) Aportaciones al conocimiento de la flora gallega, V. *Anales Inst. Forest. Invest.* 12: 1-51.
 - (1973) Aportaciones al conocimiento de la flora cántabro-astur, X. *Bol. Inst. Estud. Asturianos*, ser. C, 16: 159-206.
- Landolt, E. (1970) Mitteleuropäische Wiesenpflanzen als hybridogene Abkömmlinge von mittel- und südeuropäischen Gebirgssippen und submediterranen Sippen. *Feddes Repert.* 81: 61-66.
- Lange, J. (1864) *Descriptio Iconibus illustrata plantarum...* (Fasc. 1). Hauniae.
- Langlet, O. (1932) Ueber Chromosomenverhältnisse und Systematik der Ranunculaceae. *Svensk Bot. Tidskr.* 26: 381-400.
- (1936) Nagra bidrag till kännedomen om kromosomtalen inom Nymphaeaceae, Ranunculaceae, Polemoniaceae och Compositae. *Svensk Bot. Tidskr.* 30: 288-294.
- Lapeyrouse, P. P. (1813) *Histoire abrégée des plantes des Pyrénées...* Toulouse.

- Larsen, K. (1960a) Stray contribution to the cytology of the vascular plants. *Bot. Tidsskr.* 55: 313-315.
- (1960b) Cytological and experimental studies on the flowering plants of the Canary Islands. *Kong. Danske Vid. Selsk.* 11/3: 1-60.
- Larter, L. N. H. (1932) Chromosome variation and behaviour in *Ranunculus* L. *J. Genet.* 26: 255.
- Laurent, L. (1937) *Catalogue raisonné des plantes vasculaires des Basses-Alpes*. Marseille.
- Ledebour, K. F. von (1831) *Flora altaica*. Vol. 3. Berolini.
- Ledingham, G. F. (1960) Chromosome numbers in *Astragalus* and *Oxytropis*. *Canad. J. Genet. Cytol.* 2: 119-128.
- & M. D. Fahselt (1964) Chromosome numbers of some North American species of *Astragalus* (Leguminosae). *Sida* 1: 313-327.
- & B. M. Rever (1963) Chromosome numbers of some southwest Asian species of *Astragalus* and *Oxytropis* (Leguminosae). *Canad. J. Genet. Cytol.* 5: 18-32.
- Leins, P. & H. Merxmüller (1966) Zur Gliederung der *Oxytropis campestris*-Gruppe. *Mitt. Bot. Staatsamml. München* 6: 19-31.
- Levan, A., K. Fredga & A. A. Sandberg (1964) Nomenclature for centromeric portion on chromosomes. *Hereditas* 52: 201-220.
- Linder, R. (1961) La représentation actuelle du genre *Crocus* en Alsace. *Bull. Soc. Bot. France* 106, 85^e sess. extraord.: 139-141.
- Litardière, R. de (1936) Notes sur quelques *Festuca* nouveaux ou rares du N-W de l'Espagne. *Cavanillesia* 8: 53-61.
- (1945) Contribution à l'étude du genre *Festuca*. *Candollea* 10: 103-146.
- (1949a) Observations caryologiques et caryosystématiques sur diverses graminées, principalement de la flore méditerranéenne. *Mém. Soc. Hist. Nat. Afrique N., Hors Sér.* 2: 199-208.
- (1949b) Observations caryosystématiques sur le *Festuca paniculata* (L.) Schinz & Thell. *Portugaliae Acta Biol., Sér. B.*, vol. J. Henriques: 113-116.
- (1950) Nombres chromosomiques de diverses graminées. *Bol. Soc. Brot.* 24: 79-87.
- Loisel, R. (1968) Contribution à l'étude des groupements rupicoles calcifuges. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 26: 165-196.
- Loon, J. Ch. van, Th. W. J. Gadella & E. Kliphuis (1971) Cytological studies in some flowering plants from southern France. *Acta Bot. Neerl.* 20: 157-166.
- Loret, H. & A. Barrandon (1876) *Flore de Montpellier*. Vol. 2. Montpellier.
- Losa, T. M. & P. Montserrat (1952) Aportación al estudio de la flora de los Montes Cantábricos. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 10/2 (1951): 413-509.
- & P. Montserrat (1953) Nueva aportación al estudio de la flora de los montes cántabro-leoneses. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 11/2 (1952): 385-462.
- Löve, A. (1954) Cytotaxonomical evaluation of corresponding taxa. *Vegetatio* 5-6: 212-224.
- (1968) IOPB Chromosome number reports XVIII. *Taxon* 17: 419-422.
- (1969) IOPB Chromosome number reports XXIII. *Taxon* 18: 560-562.
- & D. Löve (1948) Chromosome numbers of northern plant species. *Icel. Univ. Inst. Appl. Sci. Dept. Agric. Rep. B*, 3: 1-131.
- & D. Löve (1956) Cytotaxonomical conspectus of the Icelandic flora. *Acta Horti Gothob.* 20: 65-291.
- & D. Löve (1961) Chromosome numbers of central and northwest european plant species. *Opera Bot.* 5.

- Löve, A. & D. Löve (1966) Cytotaxonomy of the alpine vascular plants of Mount Washington. *Univ. Colorado Stud., Ser. D, Phys. & Biol. Sci.* 24: 1-74.
- & D. Löve (1968) The diploid perennial *Anthoxanthum*. *Scientia Islandica* 1: 26-30.
- Lövvist, B. (1956) The *Cardamine pratensis* complex. *Symb. Bot. Upsal.* 14/2.
- Maire, R. (1955) *Flore de l'Afrique du Nord*. Vol. 3. Paris.
- (1958) *Flore de l'Afrique du Nord*. Vol. 5. Paris.
- (1963) *Flore de l'Afrique du Nord*. Vol. 9. Paris.
- (1967) *Flore de l'Afrique du Nord*. Vol. 13. Paris.
- Malik, C. P. (1966) The cytology of the chromosome races of *Festuca spadicea* L. *Beitr. Biol. Pflanzen* 42: 347-352.
- Malinvaud, E. (1895) Revue bibliographique: F. X. Gillot, une nouvelle espèce d'*Oxytropis* O. Foucaudi. *Bull. Soc. Bot. France* 42: 517.
- Manton, I. (1932) Introduction to the general cytology of the Cruciferae. *Ann. Bot. (London)* 46: 509-556.
- (1934) The problem of *Biscutella laevigata* L. *Z. Indukt. Abstammungs-Vererbungs.* 67: 41-57.
- (1937) The problem of *Biscutella laevigata* L. II. *Ann. Bot. (London)* n.s. 1: 439-462.
- Marklund, G. & A. Rousi (1961) Outlines of evolution in the pseudogamous *Ranunculus auricomus* group in Finland. *Evolution* 15: 510-522.
- Merxmüller, H. (1952) *Untersuchungen zur Sippengliederung und Arealbildung in den Alpen*. München.
- (1974) Veilchenstudien I-IV. *Phyton (Horn)* 16: 137-158.
- Měsíček, J. & J. Soják (1972) Chromosome studies in Mongolian plants. *Preslia* 44: 334-358.
- Meusel, H., E. Jäger & E. Weinert (1965) *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäische Flora*. 2 vol. Jena.
- Miégeville, M. l'abbé (1874) Nouvelle étude d'un Trisetum des Hautes-Pyrénées. *Bull. Soc. Bot. France* 21: 43-47.
- Montserrat-Recoder, P. (1968) Orofitismo y endemismo en el género *Veronica*. *Periód. Centr. Pir. Biol. Exp.* 2: 39-89.
- Morrison, M. E. S. (1959) Cytotaxonomy of the genus *Trisetum*. *IX Int. Bot. Congr. Vol. II, Abstr.*: 270.
- Müntzing, A. (1936) The evolutionary significance of autopolyploidy. *Hereditas* 21: 263-378.
- (1961) *Genetic research*. Stockholm.
- Nègre, R. (1969) La végétation du bassin de l'One (Pyrénées Centrales), II: les pelouses. *Portugaliae Acta Biol., Sér. B, Sist.* 10: 1-135.
- Nozeran, R. & J. Belliard (1972). Quelques enseignements tirés de l'étude de la population de *Colchicum alpinum* DC. récemment découverte dans l'Aubrac. *Candollea* 27: 181-188.
- Nyárády, E. I. (1963) Der Formenkreis von *Poa granitica* Br.-Bl. in den Karpaten. *Rev. Roumaine Biol., Ser. Bot.* 10: 351-356.
- Nyman, C. F. (1890) *Conspectus florae europaeae*, suppl. 2/2: 225-404. Örebro.
- Ockendon, D. J. (1968) Biosystematic studies in the *Linum perenne* group. *New Phytol.* 67: 787-813.
- (1971) Taxonomy of the *Linum perenne* group in Europe. *Watsonia* 8: 205-235.
- Ozenda, P. (1950) Eléments géographiques et endémisme dans les Alpes Maritimes et Ligures. *Bull. Soc. Bot. France* 97, 77^e sess. extraord.: 141-156.
- (1950) Les limites de la végétation méditerranéenne dans les Alpes Maritimes. *Bull. Soc. Bot. France* 97, 77^e sess. extraord.: 156-164.

- Ozenda, P. (1953) Notes floristiques sur les Alpes-Maritimes. *Monde Pl. (Toulouse)* 293-297: 22-24.
- Packer, J. G. (1964) Chromosome numbers and taxonomic notes on western Canadian and arctic plants. *Canad. J. Bot.* 42: 473-494.
- Parreaux, M.-J. (1971) Etude du nombre chromosomique de quelques espèces xérophiles du Jura. In: Actes du colloque sur la flore et la végétation des chaînes alpine et jurassienne. *Ann. Litt. Univ. Besançon* (s.n.) pp. 113-126.
- Pau, C. (1888) *Notas botánicas á la flora española, II*. Madrid.
- (1925) Contribución a la flora española. Plantas de Almería. *Mem. Mus. Ci. Nat. Barcelona, Ser. Bot.* 1/3: 7-34.
- (1931) Plantas de mi herbario mauritánico. *Cavanillesia* 4: 145-157.
- Paunero, E. (1953) Los Agrostideas españolas. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 11/1 (1952): 319-418.
- Pawłowski, B. (1964) *Arenaria nova meridionali-gallica*. *Fragm. Florist. Geobot.* 10: 493-497.
- Pedrotti, F. & C. Cortini Pedrotti (1971) Numeri cromosomici per la flora italiana. *Inform. Bot. Ital.* 3: 47-51.
- Pénzes, A. (1948) Some new plant forms from Bulgaria. *Borbásia* 8: 1-7.
- Podlech, D. & A. Dieterle (1969) Chromosomenstudien an afghanischen Pflanzen. *Candollea* 24: 185-243.
- Pólya, L. (1950) Chromosome numbers of Hungarian plants, II. *Ann. Biol. Univ. Debrecen.* 1: 46-56.
- Pourret, P. A. (1788) Extrait de la *Chloris narbonensis*. *Hist. & Mém. Acad. Roy. Sci. Toulouse* 3: 297-334.
- Puech, S. (1963) Introduction à une monographie d'Anduze (Gard): étude écologique et caryosystématique de quelques taxa cévenols. *Naturalia Monspel., Sér. Bot.* 15: 125-129.
- (1968) Etude biosystématique de quelques taxons de la bordure cévenole calcaire de la région d'Anduze (Gard) I. *Naturalia Monspel., Sér. Bot.* 19: 115-166.
- (1970a) Etude des populations de Germandrées de la section Polium dans le massif de la Clape (Aude). *Naturalia Monspel., Sér. Bot.* 21: 189-210.
- (1970b) Introduction à l'étude du complexe *Teucrium polium* L. — *Teucrium aureum* Schreb. *Naturalia Monspel., Sér. Bot.* 21: 211-229.
- Quézel, P. (1950) Les groupements rupicoles calcicoles dans les Alpes Maritimes. Leur signification biogéographique. *Bull. Soc. Bot. France* 97: 181-192.
- (1953) Contribution à l'étude phytosociologique et géobotanique de la Sierra Nevada. *Mem. Soc. Bot.* 9: 5-78.
- (1957) *Peuplement végétal des hautes montagnes de l'Afrique du Nord*. Montpellier.
- Reese, G. (1952) Ergänzende Mitteilungen über die Chromosomenzahlen mitteleuropäischer Gefäßpflanzen, I. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 64: 241-256.
- (1953) Ergänzende Mitteilungen über die Chromosomenzahlen mitteleuropäischer Gefäßpflanzen, II. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 66: 66-74.
- Rioux, J. & P. Quézel (1949) Contribution à l'étude des groupements rupicoles endémiques des Alpes Maritimes. *Vegetatio* 2: 1-6.
- Ritter, J. (1972a) Les groupements végétaux des étages subalpin et alpin du Vercors méridional. Essai d'interprétation statistique. *Vegetatio* 24: 313-403.
- (1972b) Remarques caryologiques et phytosociologiques sur quelques taxons du Jura et des Alpes. *Rev. Cytol. Biol. Vég.* 35: 281-294.
- (1972c) Sur la présence, dans le Vercors méridional, des cytotypes diploïde et tétraploïde d'*Anthyllis montana* L. et du cytotypé diploïde de *Ranunculus pyrenaicus* L. *Compt.-Rend. Hebd. Séances Mém. Soc. Biol.* 166: 1622-1625.
- (1973) Sur les relations floristiques entre le Vercors méridional, les Alpes et les Pyrénées. *Caryologia* 26: 187-191.

- Rivas Goday, S. & J. Borja Carbonell (1961) Estudio de vegetación y flórla del macizo de Gúdar y Javalambre. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 19.
- Rivas-Martínez, S. (1963) Estudio de la vegetación y flora de las sierras de Guadarrama y Gredos. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 21: 7-325.
- J. Izco & M. Costa (1971) Sobre la flora y la vegetación del macizo de Peña Ubiña. *Trab. Dep. Bot. F. Veg.* 3: 47-123.
- Rothmaler, W. (1934) Species novae vel nomina nova florae hispanicae. *Bol. Soc. Esp. Hist. Nat.* 34: 147-155.
- Rousi, A. (1956) Cytotaxonomy and reproduction in the apomictic *Ranunculus auricomus* group. *Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. "Vanamo"* 29/2: 1-64.
- Rouy, G. (1899) In G. Rouy & J. Foucaud: *Flore de France*. Vol. 5. Asnières & Paris.
- (1903) In G. Rouy & al.: *Flore de France*. Vol. 8. Asnière & Paris.
- (1913) *Flore de France*. Vol. 14. Paris.
- & J. Foucaud (1893) *Flore de France*. Vol. 1. Asnières & Rochefort.
- & J. Foucaud (1896) *Flore de France*. Vol. 3. Asnières & Rochefort.
- Rozmus, M. (1958) Cytological investigations on *Anthoxanthum alpinum* Löve & Löve, a new species of the flora of Poland. *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* 3: 171-184.
- Runemark, H. (1969) Reproductive drift, a neglected principle in reproductive biology. *Bot. Not.* 122: 90-129.
- (1970) The role of small populations for the differentiation in plants. *Taxon* 19: 196-201.
- Rutishauser, A. (1948) Pseudogamie und Polymorphie in der Gattung *Potentilla*. *Arch. Julius Klaus-Stiftung Vererbungsf.* 23: 267-424.
- (1965) Genetik der Pseudogamie bei *Ranunculus auricomus* s.l. W. Koch. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 75: 157-182.
- Rychlewski, J. (1955) Cyto-taxonomic studies in *Sesleria tatarae* Deyl. *Acta Soc. Bot. Poloniae* 24: 163-179.
- (1959) Cytological investigations on *Sesleria Heufleriana* Schur and *S. coerulans* Friv. *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* 2: 65-73.
- (1961) Cyto-embryological studies in the apomictic species *Nardus strictus* L. *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* 4: 1-23.
- (1967) Karyological studies on *Nardus stricta* L. *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* 10: 55-72.
- Saint-Yves, A. (1913) Les *Festuca* de la section *Eu-Festuca* et leurs variations dans les Alpes maritimes. *Annuaire Conserv. Jard. Bot. Genève* 17: 1-218.
- (1922) Les *Festuca* (Subg. *Eu-Festuca*) de l'Afrique du Nord et des Iles Atlantiques. *Candollea* 1: 1-63.
- (1928) Contribution à l'étude des *Festuca* (subgen. *Eu-Festuca*) de l'Orient. *Candollea* 3: 321-466.
- (1930) Aperçu sur la distribution géographique des *Festuca* (Subgen. *Eu-Festuca*). *Candollea* 4: 146-165.
- Satô, D. (1942) Karyotype alternation and phylogeny in Liliaceae and allied families. *J. Jap. Bot.* 12: 57-161.
- Schmidt, E. (1933) Beiträge zur Flora der Insel Sardinien. *Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich* 78: 232-255.
- Sennen, F. (1926) Plantes d'Espagne. Diagnoses et commentaires. *Bol. Soc. Iber. Ci. Nat.* 25: 52-65, 107-122, 134-149, 206-221.
- Serbănescu, G. (1971) Despre corologia taxonilor *Poa granitica* Br.-Bl., *P. cenisia* All. și *P. caesia* Sm. în Carpații românești. *Stud. Cercet. Biol. (Bucharest)* 23: 243-249.

- Serve, L. (1972) *Recherches comparatives sur quelques groupements végétaux orophiles et leurs relations avec la dynamique périglaciaire dans les Pyrénées-orientales et la Sierra Nevada*. Thèse, Perpignan. Ronéotypé.
- Skalicky, V. (1958) Einige taxonomische und phytogeographische Bemerkungen zu den tschechoslowakischen Arten der Gattung *Anthericum* L. *Acta Univ. Carol. Biol.* 2: 117-157.
- Skalinska, M. (1957) Further studies in chromosome numbers of Polish Angiosperms. *Acta Soc. Bot. Poloniae* 26: 215-246.
- (1963) Cytological studies in the flora of the Tatra Mts. A synthetic review. *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* 6: 203-233.
 - (1964) Additions to chromosome numbers of Polish Angiosperms, V. *Acta Soc. Bot. Poloniae* 33: 45-76.
 - (1966) Cyto-taxonomical studies in the genus *Crocus* L. *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* 9: 137-152.
 - (1968) Further cytological studies on the genus *Crocus* L.: *C. albiflorus* Kit. *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* 11: 31-37.
 - & E. Pogan (1971) Further studies in chromosome numbers of Polish Angiosperms, IX. *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* 14: 199-213.
- Sokolovskaya, A. P. (1968) A karyological investigation of the flora of the Koriakian Land. *Bot. Žurn. (Moscow & Leningrad)* 53: 99-105.
- & O. S. Strelkova (1962) On the regularities of geographical distribution of polyploid plant species. *Trudy Moskovsk. Obšč. Isp. Priro.* 5: 83-89.
- Sokolowska-Kulczycka, A. (1959) Apomixis in *Leontopodium alpinum* Cass. *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* 2: 51-63.
- Sorsa, V. (1963) Chromosomenzahlen finnischer Kormophyten, II. *Ann. Acad. Sci. Fenn., Ser. A* 68: 1-14.
- Stählin, A. (1929) Morphologische und zytologische Untersuchungen an Gramineen. *Wiss. Arch. Landw., Abt. A* 1: 330.
- Stebbins, G. L. (1947) Types of polyploids: their classification and significance. *Advances Genet.* 1: 403-429.
- (1950) *Variation and evolution in plants*. New York & London.
 - (1959) The role of hybridization in evolution. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 103: 231-251.
 - (1969) The significance of hybridization for plant taxonomy and evolution. *Taxon* 18: 26-35.
 - (1971) *Chromosomal evolution in higher plants*. London.
- Stenar, H. (1928) Zur Embryologie der *Veratrum*- und *Anthericum*-Gruppen. *Bot. Not.* 1928: 357-378.
- Strandhede, S.-O. (1963) Kromosomtäl och morfologi hos skånsk *Anthericum*. *Bot. Not.* 116: 215-221.
- Straub, J. (1953) Cytogenetik. *Fortschr. Bot. (Berlin)* 14: 437-480.
- Stroh, G. (1942) Die Gattung *Veronica* L. Versuch einer systematischen Kodifizierung der Arten. *Beih. Bot. Centralbl.* 61: 384-451.
- Taylor, R. L. & G. A. Mulligan (1968) *Flora of the Queen Charlotte Islands. Part 2. Cytological aspects of the vascular plants*. Ottawa.
- Teppner, H. (1969) *Anthoxanthum alpinum* und seine Verbreitung in der Steiermark. *Phyton (Horn)* 13: 305-312.
- (1970) Karyotypen europäischer, perennierender Sippen der Gramineen-Gattung *Anthoxanthum*. *Oesterr. Bot. Z.* 118: 280-292.

- Timbal-Lagrange, E. (1864) Une excursion botanique de Bagnères-de-Luchon à Castanès (en Aragon), par le port de Vénasque, la Penna-Blanca et la vallée de Lessera. *Bull. Soc. Bot. France* 11: 125-148.
- (1869) Précis des herborisations faites par la société d'histoire naturelle de Toulouse pendant l'année 1869. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 3: 107-134.
- Tischler, G. (1936) Die Bedeutung der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen erläutert an den Arten Schleswig-Holsteins mit Ausblicken auf andere Florengebiete. *Bot. Jahrb.* 67: 1-36.
- (1950) *Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas*. La Haye.
- Tombal, P. (1969) Orophytes. *Inform. Annuelles Caryosyst. Cytogénét.* 3: 29-32.
- Tournefort, J. P. de (1700) *Institutiones rei herbariae, editio altera*, 3 vol. Paris.
- Townsend, F. (1878) Sur une nouvelle espèce de Veronica. *Bull. Soc. Bot. France* 25: 15-20.
- Tschchow, W. (1930) Karyologisch-systematische Untersuchungen des Tribus Galegeae, Fam. Leguminosae. *Planta* 9: 673-680.
- Tutin, T. G., V. H. Heywood, N. A. Burges, D. M. Moore, D. H. Valentine, S. M. Walters & D. A. Webb (1964, 1968, 1972). *Flora Europaea*. Vol. 1, 2, 3. Cambridge.
- Ujhelyi, J. (1959a) Species Sesleriae generis novae. *Feddes Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* 64: 59-70.
- (1959b) Révision des espèces du genre "Sesleria" en Italie. *Webbia* 14: 597-614.
 - (1960) Weitere zytotaxonomische Beiträge zur Kenntnis der Gattung Sesleria. *Bot. Közlem.* 48: 278-282.
 - (1963) Data to the systematics of the sectio Bulbosae of the genus Koeleria, III. *Ann. Hist.-Nat. Mus. Natl. Hung.* 55: 187-214.
 - (1972) Evolutionary problems of the European Koelerias [in G. Vida (ed.) *Evolution in Plants*]. Budapest. *Symp. Biol. Hung.* 12: 163-176.
 - & L. J. M. Felföldy (1948) Cyto-taxonomical studies of Sesleria sadleriana Janka and S. varia (Jacq.) Wettst. *Arch. Biol. Hung.* 18: 52-58.
- Urbanska-Worytkiewicz, K. (1970) Antennaria carpatica (Wahlenb.) Bluff & Fingerh. s.l. in Europe — a cyto-taxonomical study. *Ber. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel* 40: 79-166.
- Vanden Berghen, C. (1972) L'amplitude écologique de Ranunculus gramineus L. *Monde Pl. (Toulouse)* n° 374.
- Vasudevan, K. N. (1974) Contribution to the cytotaxonomy and cytogeography of the Flora of the Western Himalayas (with an attempt to compare it with the Flora of the Alps). Thèse, Neuchâtel, 1973. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* (à l'impression).
- Villard, M. (1970) Contribution à l'étude cytotaxinomique et cytogénétique du genre Leucanthemum Adans. em. Briq. & Cav. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 80: 96-188.
- Willkomm, M. (1847) Spicilegium florum hispanicae. *Bot. Zeitung (Berlin)* 5: 233-241.
- & J. Lange (1861-1880) *Prodromus Florae Hispanicae*... Stuttgart.
 - & J. Lange (1893) *Supplementum Prodromi Florae Hispanicae*. Stuttgart.
- Wolkinger, F. (1964) Namen und Verbreitung der Crocus-Sippen des Alpenostrumes. *Jahrb. Schutze Alpenfl. Alpentiere* 29: 1-18.
- Zhukova, P. G. (1966) Chromosome numbers in some species of plants of the north-eastern part of the U.S.S.R. *Bot. Zhurn. (Moscow & Leningrad)* 51: 1511-1516.
- (1967) Chromosome numbers in some species of plants of the north-eastern part of the U.S.S.R. II. *Bot. Zhurn. (Moscow & Leningrad)* 52: 983-987.

- Zhukova, P. G. (1969) Chromosome numbers in certain plant species indigenous to the north-east of the U.S.S.R., IV. *Bot. Žurn. (Moscow & Leningrad)* 54: 1985-1990.
- Zickler, D. & A.-M. Lambert (1967) Espèces singulières de la flore d'Alsace. *Inform. Annuelles Caryosyst. Cytogénét.* 1: 3-6.

INDEX DES COMBINAISONS ET NOMS NOUVEAUX

Anthericum liliago L. var. multiflorum Küpfer	102
— — var. sphaerocarpum Küpfer	103
Arenaria grandiflora L. subsp. bolosii (Cañigual) Küpfer	139
Hormathophylla cochleata (Cosson & Durieu) Küpfer	215
— halimifolia (Boiss.) Küpfer	212
— lapeyrousiana (Jordan) Küpfer	213
— — var. angustifolia (Willk.) Küpfer	214
— macrocarpa (DC.) Küpfer	210
— spinosa (L.) Küpfer	208
Koeleria vallesiana (Honckeney) Bertol. var. intermedia (Timb.-Lagr.) Küpfer .	72
Oreochloa disticha (Wulfen) Link subsp. blanka (Deyl) Küpfer	54
Paronychia kapela (Hacq.) Kerner subsp. baetica Küpfer	150
— — subsp. galloprovincialis Küpfer	148
Ranunculus parnassifolius L. subsp. favargerii Küpfer	191
— — subsp. heterocarpus Küpfer	192
— plantagineus All. subsp. occidentalis Küpfer	171
— — subsp. plantagineus var. laceratus (Burnat) Küpfer	171

INDEX SPÉCIFIQUE¹

- Aconitum anthora* 25
 – *lamarckii* 25
Adenostyles tomentosa 50
Adonis distorta 251
 – *pyrenaica* 26, 251
Aethionema monospermum 32, 238, 257, 290
 – *ovalifolium* 100, 257
 – *pyrenaicum* 257
 – *saxatile* 18, 26, 211, 252, 257, 267, 276, 278, 288, 290
 – *thomasianum* 257
Agrostis alpina 40, 43-45
 – *atlantica* 40
 – *borealis* 40, 43, 44
 – *nevadensis* 38, 40, 43-45
 – *pyrenaica* 42
 – *rupestris* 39-45, 256, 260, 264, 288, 289
 – *schlechteri* 40, 44, 45
 – *schraderiana* 43
Alopecurus apiatus 46
 – *gerardii* 45, 46, 170
 – *laguriformis* 46
 – *mucronatus* 46
 – *sericeus* 46
Alyssoides macrocarpum 193, 210
 – *utriculatum* 198
Alyssum antiatlanticum 217
 – *atlanticum* 217
 – *bourgeanum* 205
 – *cadevallianum* 205
 – *canescens* 193
 – *cochleatum* 215-217
 – *cuneifolium* 27, 119, 277
 – *diffusum* 27
 – *halimifolium* 205, 213
 – *lapeyrousianum* 193, 205, 213
 – *longicaule* 206
 – *macrocarpum* 210
 – *montanum* 27, 198, 215
 – *perusianum* 213
 – *Peyrousianum* 217
 – *purpureum* 194, 218-220, 221
 – *pyrenaicum* 207
 – *rupestre* 218
 – *serpyllifolium* 27
 – *spinosum* 194, 198, 208, 216
 – *tenuifolium* 193, 194
 – *tortuosum* 214
Amelanchier ovalis 203

Androsace alpina 140
 – *carnea* 34
 – *villosa* 29, 43, 129, 282
Anemone baldensis 284
 – *narcissiflora* 26, 251
 – *pavoniana* 32, 284
Antennaria carpatica 283
 – *dioeca* 282
Anthemis montana 30, 31, 253, 260, 288
 – *saxatilis* 88
Anthericum algeriense 93, 100, 104
 – *baeticum* 38, 90, 93, 96, 97, 100-104
 – *liliago* 17, 90-104, 134, 251, 253, 255, 257, 278, 286, 288, 289
 – *ramosum* 90, 93-98, 102
Anthoxanthum alpinum 36-38, 257
 – *nipponicum* 36
 – *odoratum* 36-39, 257, 266, 272, 273, 278, 279, 288
 – *ovatum* 37
 – *puelii* 37
Anthyllis montana 260, 262, 268, 270, 277, 288
 – *ramburei* 203
 – *tejedensis* 34, 100
Aphyllanthes monspeliensis 214
Aquilegia bertolonii 16
 – *cazorlensis* 32
 – *discolor* 32
 – *einseleana* 16
 – *guarenensis* 32
 – *pyrenaica* 16, 32
Arenaria armerina 134
 – *bolosii* 136
 – *bourgeana* 138
 – *ciliata* 260, 288
 – *galloprovincialis* 136
 – *glabrescens* 136
 – *grandiflora* 15, 119, 128, 131-139, 207, 252, 262, 264, 267, 268, 277, 288
 – *incrassata* 136
 – *multicaulis* 25, 191, 230, 282, 288
 – *obtusiflora* 134
 – *purpurascens* 15
 – *tetraquetra* 238, 262
Arnica montana 15
Arrhenatherum sedenense 55
Artemisia gabriellae 35, 287
 – *mutellina* 31
 – *petrosa* 31, 251, 282
Asperula hexaphylla 35, 284

¹ Les noms de taxons traités particulièrement ainsi que leur pagination sont indiqués en caractères gras.

- Asperula hirta* 69, 134, 284
Asplenium septentrionale 134
Aster alpinus 282
Astragalus alpinus 28, 282
 — *australis* 13, 230, 262, 288, 289
 — *boissieri* 45
 — *campestris* 233
 — *depressus* 209
 — *exscapus* 242
 — *hybridus* 233
 — *lazicus* 233
 — *monspessulanus* 28
 — *sempervirens* 28
 — *sericeus* 240
 — *siculus* 267
 — *variabilis* 233, 240
 — *vesicarius* 28, 242
Aurinia corymbosa 219
 — *halimifolia* 193, 200, 212
 — *rupestris* 194, 199, 200, 202, 218, 219
 — *saxatilis* 199, 200, 202, 219
 — *uechtritziana* 200, 219
Avena montana 55
Avenochloa bromoides 69, 207
 — *levis* 134
- Ballota frutescens* 213
Bartsia alpina 282
Berteroa incana 199
 — *spatulata* 194, 199, 202, 219, 222
Biscutella laevigata 13, 277
Borderea chouardii 268
Botrychium lunaria 38
Brachypodium pinnatum 269
Brassica repanda 33, 34, 238
 — *saxatilis* 33
Bupleurum pyrenaicum 284, 285
 — *ranunculoides* 18, 135, 262, 264, 266, 268, 270, 276, 279, 280, 281, 288, 290, 293
 — *spinosum* 209
 — *stellatum* 284, 285
- Caltha palustris* 161
Campanula cochlearifolia 191
 — *macrorhiza* 212
 — *speciosa* 214
Cardamine pratensis 268
Carduus carlinaefolius 30
 — *carlinoides* 185, 191
 — *defloratus* 30, 254
Carex curvula 40, 50, 51, 140, 246
 — *echinata* 162
 — *frigida* 24
 — *fusca* 159, 102
 — *intricata* 162
 — *leporina* 162
 — *rostrata* 162
 — *sempervirens* 24, 129
- Carex stellulata* 162
Centaurea uniflora 79
Centranthus ruber 213
Cerastium alpinum 24, 282
 — *arvense* 13, 24, 25, 257, 276, 278, 288, 289
 — *cerastioides* 162
 — *latifolium* 284
 — *pyrenaicum* 284
Chrysanthemum leucanthemum 80
Cirsium glabrum 284
 — *spinosissimum* 284
Colchicum alpinum 17, 290
Colobachne gerardii 45
Convolvulus nitidus 215
Coronilla minima 17, 256, 257, 258, 288, 291
Corydalis solida 46
Crepis albida 50, 134
 — *blattarioides* 31
 — *pygmaea* 31, 191
Crocus albiflorus 106-113, 255, 272, 273
 — *fritschii* 107
 — *heuffelianus* 106, 107, 110, 111
 — *napolitanus* 106, 107, 109, 110, 111, 113
 — *nevadensis* 32, 134
 — *screpusiensis* 107
Cryptogramma crispa 134
- Daphne alpina* 211
 — *cneorum* 170
Deschampsia flexuosa 134
Dianthus brachyanthus 208
 — *monspessulanus* 264
Dictamnus albus 100
Doronicum grandiflorum 191
Draba bertolonii 119
 — *dedeana* 33, 134, 135
 — *hispanica* 134
 — *subnivalis* 33, 263
 — *tomentosa* 263
 — *zapateri* 134
- Elyna myosuroides* 51, 242
Epilobium anagallidifolium 133, 134
Erigeron frigidus 220
Erinacea pungens 45, 209
Erinus alpinus 134, 135
Eriophorum angustifolium 162
Eryngium bourgati 133
 — *duriaei* 191
Erysimum grandiflorum 191
 — *pyrenaicum* 262, 287
Euphorbia characias 214
- Festuca borderi* 45
 — *burnatii* 50, 135

- Festuca clementei* 220
 — *coerulescens* 86
 — *consobrina* 80, 87
 — *eskia* 51, 88, 90, 154, 158, 180, 246
 — *halleri* 40, 246
 — *paniculata* 38, 49, 77-87, 130, 246, 251, 256, 268, 269, 288
 — *pseudo-eskia* 220
 — *pumila* 87
 — *rubra* 38, 129
 — *scoparia* 45, 69, 82, 87, 88, 133, 134, 238
 — *spadicea* 40, 77, 80, 84, 87, 220, subspicata 78
 — *supina* 40, 130, 140, 180
 — *triflora* 86
 — *varia* 87, 88, 89, 246
Fritillaria pyrenaica 32, 84

Gagea nevadensis 32
Galeopsis pyrenaica 191
Galium cometerrhizon 140
 — *harcynicum* 257, 262, 293
 — *helveticum* 191
 — *hypnoides* 284
 — *pyrenaicum* 191, 284
Genista carpetana 151
 — *lobelii* 45, 134
Gentiana alpina 29, 134, 230, 246, 282
 — *altaica* 285
 — *atlantica* 285
 — *boryi* 285
 — *burseri* 284
 — *lutea* 29
 — *nevadensis* 162
 — *nivalis* 282
 — *prostrata* 284
 — *pyrenaica* 285
 — *villarsii* 284
Geranium argenteum 284
 — *cazorlense* 34
 — *cinereum* 34, 43, 284
 — *subargenteum* 34
Globularia cordifolia 82
 — *nana* 134
Gnaphalium supinum 30, 282

Helianthemum montanum 134
Helichrysum stoechas 213
Helictotrichon cantabricum 191
 — *montanum* 55-57, 82, 134, 140, 191, 209, 238, 262, 288, 289
 — *parlatorei* 79
 — *sarracenorum* 69, 84, 100, 207
 — *setaceum* 119, 135, 277
Hieracium amplexicaule 134, 206
 — *hoppeanum* 38, 80
 — *myriadenum* 129
 — *peleterianum* 80

Hieracium pilosella 178, 180
 — *pumilum* 40, 130, 134
 — *stelligerum* 209
Hormatophylla anacrocarpa 211
 — *cadevalliana* 193, 197, 199, 200-205-207, 222, 224, 225, 227, 228
 — *cochleata* 197, 199, 202, 204, 215-217, 223-228
 — *halimifolia* 197, 199, 202, 211, 212, 213, 218, 222-228
 — *lapeyrousiana* 197, 199, 202, 204, 213, 214, 216, 223-228
 — *longicaulis* 193, 197, 199, 200, 202, 204, 206, 207, 219, 222-228
 — *macrocarpa* 197, 199, 202, 204, 210, 211, 222, 224, 225, 227, 228
 — *pyrenaica* 194, 197, 199, 200, 202, 204, 207, 208, 219, 222-228, 287
 — *reverchonii* 194, 197, 199, 200-203-207, 222, 224-228
 — *spathulata* 194, 200, 201
 — *spinosa* 199, 202, 204, 208-211, 218, 222-228
Horminum pyrenaicum 29
Hutchinsia alpina 191
Hypericum coris 212

Iberis aurosica 259
 — *candolleana* 259, 277
 — *ciliata* 33
 — *contejeanii* 33, 259
 — *grandiflorum* 191
 — *intermedia* 33, 259
 — *lagascana* 33
 — *leptophylla* 33
 — *linifolia* 33
 — *nana* 16, 259, 284
 — *petraea* 33, 191
 — *pinnata* 33
 — *saxatilis* 119, 134, 135
 — *sempervirens* 212
 — *spathulata* 16, 33, 133, 259, 284
 — *tenoreana* 33
Iris xiphoides 80

Jasione humilis 17, 129, 134, 140, 230, 269, 293
 — *levis* 256, 257, 269, 276, 292, 293
 — *perennis* 151, 251, 256, 292
Jovibarba allioni 115
Juniperus nana 45, 134
 — *sabina* 209
Jurinea humilis 30, 129, 134

Kernera auriculata 27
 — *boissieri* 32, 134, 207
 — *saxatilis* 26, 134, 208, 254
Koeleria andreanszkyi 63, 65, 68

Koeleria castellana 62, 63
 – *caudata* 62
 – *linkii* 63
 – *pauneroi* 63, 65, 69
 – *setacea* 68
 – ***vallesiana*** 49, 50, 60-72, 84, 134, 242, 251, 253, 256, 260, 288, 293
Konigia longicaulis 206
 – *macrocarpa* 210
 – *maritima* 200
 – *perusiana* 213
 – *pyrenaica* 207
 – *rupestris* 218
 – *spinosa* 208

Lathyrus laevigatus 28,
 – *montanus* 28
Lavandula angustifolia 34
 – *lanata* 34
 – *latifolia* 34
Lavatera maritima 208
Leontodon microcephalus 38, 162
Leontopodium alpinum 30, 254, 283
 – *leontopodium* 254
Lepidium hirtum 215
Leucanthemum vulgare 263
Linaria filicaulis 191
Linum perenne 28, 260, 266, 267, 288
Lithodora diffusa 34, 191
Lobularia halimifolia 212
 – *intermedia* 216
 – *libyca* 216
 – *longicaulis* 206
 – *maritima* 200, 213, 216
 – *pyrenaica* 207
 – *rupestris* 218
 – *spinosa* 208
Lonicera pyrenaica 208
Lotus alpinus 28, 257
 – *corniculatus* 28, 257, 269, 276, 288
 – *glareosus* 257
Luzula caespitosa 84
Luzula hispanica 32
 – *lutea* 24
 – *spicata* 24, 283
Lychnis alpina 24
Lygeum spartum 68

Matthiola perennis 135
Menyanthes trifoliata 162
Mercurialis annua 269
Meum athamanticum 170
Minuartia capillacea 131
 – *cerastiifolia* 16, 284, 285, 288
 – *juressi* 40
 – *lanceolata* 16, 284, 285, 288
 – *recurva* 32, 129, 134
 – *rupestris* 284, 288

Minuartia sedoides 128, 134, 139, 140-142, 252, 256, 262, 270, 276-279, 288, 290, 293
 – *verna* 134
 – *villarii* 25, 113, 282
Moehringia intricata 206
 – *muscosa* 212
Myosotis alpestris 29, 283

Narcissus bulbocodium 151
Nardus stricta 38, 46-50, 129, 151, 162, 170, 253

Ononis cenisia 119, 134
Oreochloa asturica 50
 – *blanka* 51, 54
 – *confusa* 50
 – ***disticha*** 51, 52, 53, 54, 284
 – *pallida* 50
 – *pedemontana* 50
 – ***seslerioides*** 50, 54, 135, 284
Ornithogalum pyrenaicum 105
Oxyria digyna 50
Oxytropis alpinus 230
 – *argentea* 243
 – ***campestris*** 228-238, 254
 – ***foucaudii*** 17, 229, 231, 232-241, 254, 255
 – *gracilis* 229
 – ***halleri*** 209, 230-240-243, 252, 254, 255, 288, 290
 – *hybrida* 230, 233
 – *intricans* 242
 – *jordalii* 229, 231
 – *lanata* 238
 – *lazica* 232-238
 – *maydelliana* 229, 231
 – *monticola* 229, 231
 – *prenja* 229, 231
 – *pyrenaica* 28
 – *schischkinii* 229, 231, 243
 – *sericea* 242
 – *sordida* 231
 – *strobilacea* 243
 – *sulphurea* 229, 231
 – *terrae-novae* 229, 231
 – *uralensis* 231, 237, 240, 243
 – *urumovii* 229, 231, 233

Papaver suaveolens 191
Paradisia bulbifera 104
 – ***liliastrum*** 97, 104, 105
 – *lusitanica* 104, 105
Paronychia aretioides 148, 149, 150
 – *argentea* 144
 – *bonariensis* 144
 – *brasiliensis* 144
 – *cephalotes* 144

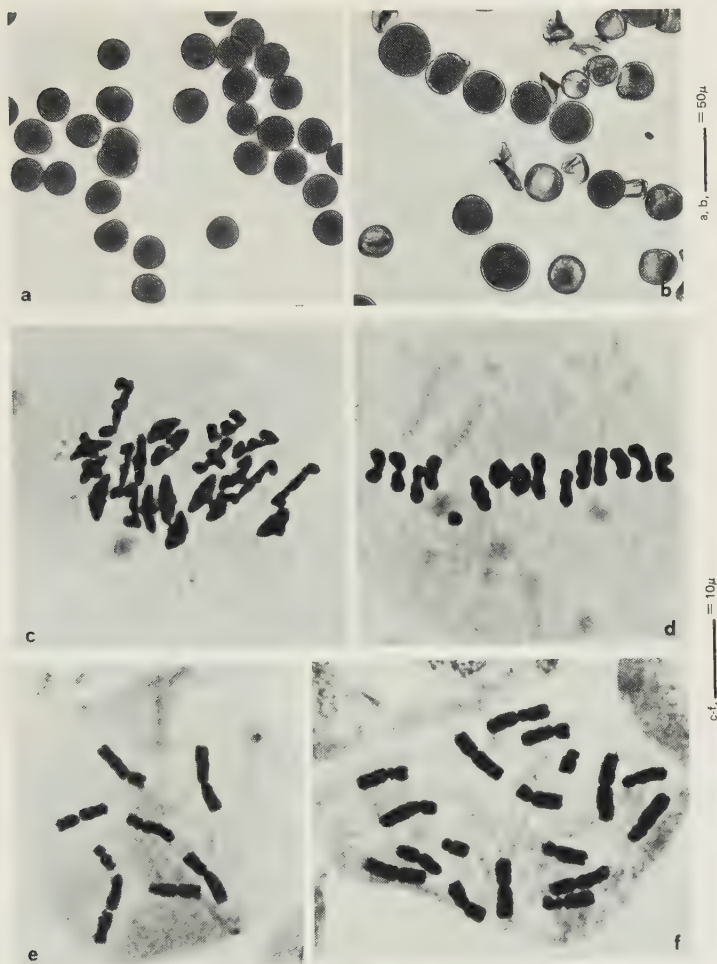
- Paronychia chionea* 146, 149
 — *kapela* 118, 129, 134, 135, 143-150, 191, 238, 255, 256, 262, 276, 277, 288, 293
 — *polygonifolia* 25
 — *pseudo-aretioides* 148, 150
Pedicularis asparagoides 35
 — *comosa* 30
 — *foliosa* 30
 — *pyrenaica* 35
 — *verticillata* 30, 282
Petrocallis pyrenaica 26
Petrorhagia saxifraga 267
Phalacrocarpum oppositifolium 84
Phillyrea media 214
Phleum gerardii 45, 158
Phyteuma hemisphaericum 134
Pimpinella tragium 133
Pinguicula vulgaris 162
Pinus nigra 103, 215
 — *silvestris* 242
Poa alpina 151
 — *arctica* 73, 74, 283
 — *cenisia* 72-77, 185, 191, 253, 274, 277, 281, 283, 288, 293
 — *fontqueri* 72-77, 253, 266-268, 281
 — *granitica* 73, 74
 — *ligulata* 134
 — *seslerioides* 50
 — *violacea* 24, 282
Potentilla alchemilloides 69, 134
 — *brauniana* 27, 272
 — *caulescens* 69, 134, 206, 208, 212
 — *cinerea* 134
 — *fruticosa* 27, 282, 290
 — *nivalis* 27, 82, 129, 191
 — *verna* 180
Primula hirsuta 28
 — *latifolia* 29
 — *pedemontana* 115
Prunus mahaleb 214
Ptilotrichum cadevallianum 193, 198, 205
 — *canescens* 192-196, 221
 — *cappadocicum* 193
 — *cretaceum* 194
 — *cyclocarpum* 218
 — *elongatum* 192, 193, 199, 202
 — *glabrescens* 193
 — *halimifolium* 193, 195, 198, 201, 212
 — *lapeyrousianum* 193, 198, 201, 213
 — *longicaule* 193, 198, 205, 206
 — *macrocarpum* 193, 194, 198, 201, 210
 — *peyrousianum* 213, 214
 — *purpureum* 192-195, 201, 220, 221, 222
 — *pyrenaicum* 194, 198, 207, 222
 — *reverchonii* 194, 198, 203
 — *rupestre* 193, 194, 195, 201, 218, 222
 — *spinsum* 194, 195, 198, 201, 208
 — *tenuifolium* 194-197, 221
 — *wageri* 194, 196
Pulsatilla alpina 26, 251
 — *halleri* 242
Quercus coccifera 68
 — *ilex* 39, 68
Ranunculus abnormis 151, 152
 — *acetosellifolius* 162
 — *aconitifolius* 166, 168
 — *alismoides* 156, 161
 — *aloisii-ceballi* 172, 187, 188
 — *alpestris* 26
 — *amplexicaulis* 153-158, 165, 170, 286
 — *angustifolius* 153-159-162, 165, 166, 170, 254, 255, 286
 — *auricomus* 179, 180
 — *bulbosus* 151
 — *bupleurifolius* 156, 158
 — *bupleuroides* 151, 153, 156
 — *cabrerensis* 172, 184
 — *calandrinoides* 151, 156
 — *cassubicifolius* 179
 — *flahaultii* 189
 — *glacialis* 26, 282
 — *gramineus* 15, 151, 152, 153, 157
 — *gregarius* 151
 — *lacer* 168
 — *lacerus* 168
 — *luizetii* 165, 189
 — *megacarpus* 179
 — *millefoliatus* 209
 — *naudoi* 161
 — *parnassifolius* 17, 19, 151, 157, 165, 172, 175-191, 251, 253, 255, 256, 262, 263, 266, 269, 270, 274, 276, 277, 281, 286, 288, 289, 293
 — *plantagineus* 46, 156, 157, 160, 163-172, 179, 180, 253, 255, 256, 260, 266, 276, 278, 281, 284, 285, 288
 — *pyrenaicus* 17, 46, 151-156-157-172, 189, 254, 263, 284-288
 — *seguieri* 25, 113, 157, 188, 251
 — *wettsteinii* 151, 172
Retama sphaerocarpa 68
Rhamnus pumila 134, 208
Rhodiola rosea 282
Rhynchosinapis cheiranthos 212
Romulea battandieri 46
Rumex suffruticosus 133, 191
Sagina saginoides 133
Salix herbacea 140
Santolina oblongifolia 133
 — *rosmarinifolia* 69
Sarcocapnos crassifolia 203
Satureja montana 134
Saxifraga androsacea 17, 20, 27, 251, 260, 274, 275, 288-293

- Saxifraga canaliculata* 135
 – *carboriensis* 211
 – *eriolabata* 134
 – *fastigiata* 274
 – *italica* 34, 290, 291
 – *lingulata* 212
 – *longifolia* 133
 – *media* 208, 209
 – *moschata* 274, 283
 – *nevadensis* 267
 – *oppositifolia* 282
 – *pentadactylis* 134
 – *pubescens* 274
 – *stellaris* 134
Scabiosa pulsatilloides 69, 84
Scleranthus perennis 134
Scrophularia juratensis 30
Scutellaria alpina 29, 191
Selinum pyrenaicum 158, 162
Sempervivum arachnoideum 276, 288
 – *nevadense* 267
Senecio boissieri 191
 – *carniolicus* 260
 – *cineraria* 213
 – *doronicum* 15, 17, 18, 251, 253, 260, 264, 265, 269, 276, 288, 290, 293
 – *gallerandianus* 133
 – *gerardii* 82, 264, 265
 – *incanus* 260
 – *lagascanus* 261
 – *leucophyllus* 185, 191, 284
 – *persoonii* 284
 – *ruthenensis* 264, 265
Sesleria apennina 119
 – *argentea* 50, 54
 – *calcaria* 54
 – *coerulea* 54, 133, 134, 191
 – *confusa* 50
 – *disticha* 51
 – *heufleriana* 54
 – *insularis* 54
 – *sadleriana* 54
 – *sphaerocephala* 55
 – *tenuifolia* 55
 – *uliginosa* 54
 – *varia* 54
Sibbaldia procumbens 246
Sideritis andressii 134
 – *hyssopifolia* 29, 134, 254, 264
Sieversia montana 170
Silene atlantica 123
 – *borderi* 127, 268
 – *boryi* 84, 113, 114, 115-121, 130, 251, 262, 267, 274, 276
 – *caucasica* 120, 121
 – *choulettii* 123
 – *ciliata* 121-131, 134, 251, 255, 256, 262, 269, 276, 293
 – *cordifolia* 115
 – *elegans* 123, 129
 – *foetida* 32, 191
Silene graefferi 122, 123, 127, 129-131, 276
 – *graminea* 113-114-121, 256, 273, 274, 276, 277
 – *legionensis* 122-124, 127, 130, 131, 276
 – *macrorrhiza* 32
 – *mentagensis* 113
 – *otites* 242
 – *pusilla* 24
 – *rupestris* 24, 282
 – *saxifraga* 24, 134, 211
 – *vallesia* 113-114-121, 130, 135, 274, 276
Sparganium borderei 162
Stipa pennata 242

Tanacetum alpinum 230, 251, 256, 260, 261-262, 276, 288-290, 293
 – *pallidum* 289
 – *spatulifolium* 215
 – *tomentosum* 261
Telephium imperati 25
Teucrium montanum 29
 – *rotundifolium* 134, 207
Thalictrum alpinum 25, 282
 – *minus* 25, 134, 253
Thesium divaricatum 134
Thlaspi nevadense 134
 – *rotundifolium* 191
Thymelaea dioica 209
Trifolium alpinum 46, 158
 – *thalii* 28
Trisetaria velutina 207
Trisetum agrostideum 57
 – *alpestre* 57, 58, 59, 283, 284
 – *barengense* 49, 57, 59, 283, 284
 – *distichophyllum* 13, 191, 260, 277
 – *flavescens* 57, 58, 59
 – *spicatum* 24, 282
 – *subalpestre* 57-59, 283
 – *subspicatum* 57

Vaccinium myrtillus 84
Valeriana celtica 13
 – *montana* 191
 – *tripteris* 40, 133, 134, 263
Vella spinosa 45, 209
Veronica alpina 29, 250, 282
 – *aphylla* 29
 – *aragonensis* 34, 287
 – *bellidioides* 88, 244-251, 262, 263, 276, 288, 290
 – *fruticans* 29, 88, 282
 – *fruticulosa* 29
 – *lilacina* 248
 – *ponae* 34
 – *prostrata* 29
 – *tenuifolia* 11

- Veronica teucrium* 17, 18, 251, 269, 276, 288
– *wormskjoldii* 250, 282
Viola arvensis 252
– *biflora* 282
– *calcarata* 284
– *cenisia* 191, 284
– *cornuta* 284
– *corsica* 252
– *diversifolia* 19, 140, 252, 253, 255, 262, 284
Viola eugeniae 252
– *magellensis* 252
– *nummulariifolia* 50
– *palustris* 162
Viscaria alpina 282
Vitaliana primuliflora 34
Xatartia scabra 185, 191, 268, 287



a) pollen du *Nardus stricta* (Sierra de Gredos). b) pollen du *Nardus stricta* (Sierra Nevada).
 c) *Koeleria vallesiana* var. *vallesiana*, métaphase I (Ollon, K01634). d) *Koeleria vallesiana* var. *abbreviata*, métaphase I, 14 II + 1 I (Riaño, K01704). e) *Crocus albiflorus*, métaphase de méristème racinaire (Vallée de Llo, 68-1113). f) *Crocus* cf. *neapolitanus*, métaphase de méristème racinaire (Koralpe, 69-1738).



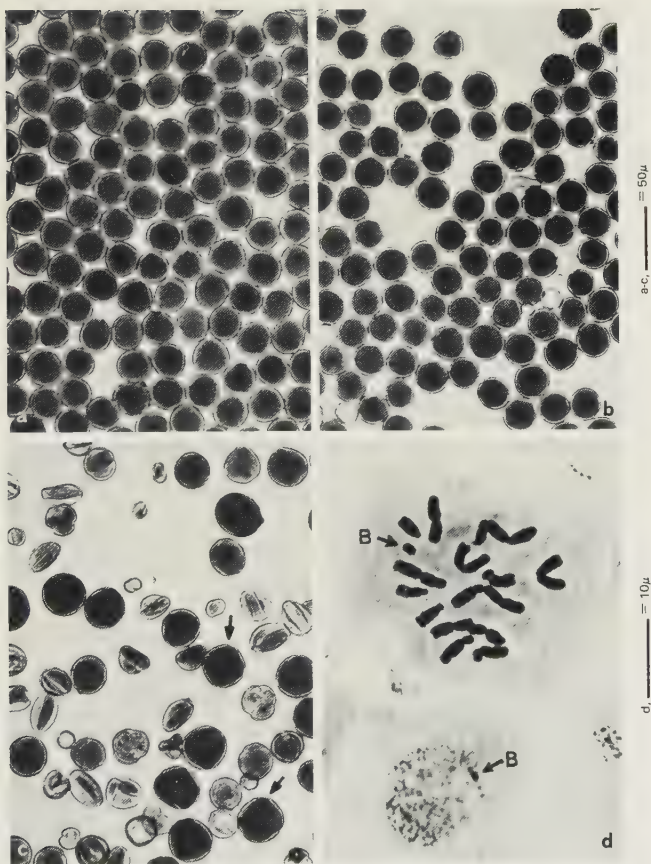
a) *Anthericum liliago* var. *multiflorum* (Gabi, K02277). b) *Anthericum baeticum* (Sierra Tejada, K02268). c) *Anthericum liliago* var. *liliago* (Saillon, K02293). d) *Anthericum liliago* af. var. *liliago*, métaphase de méristème racinaire (Camarena de la Sierra, K02266). e) *Anthericum liliago* var. *liliago*, métaphase de méristème racinaire (Peña Redonda, K02269).



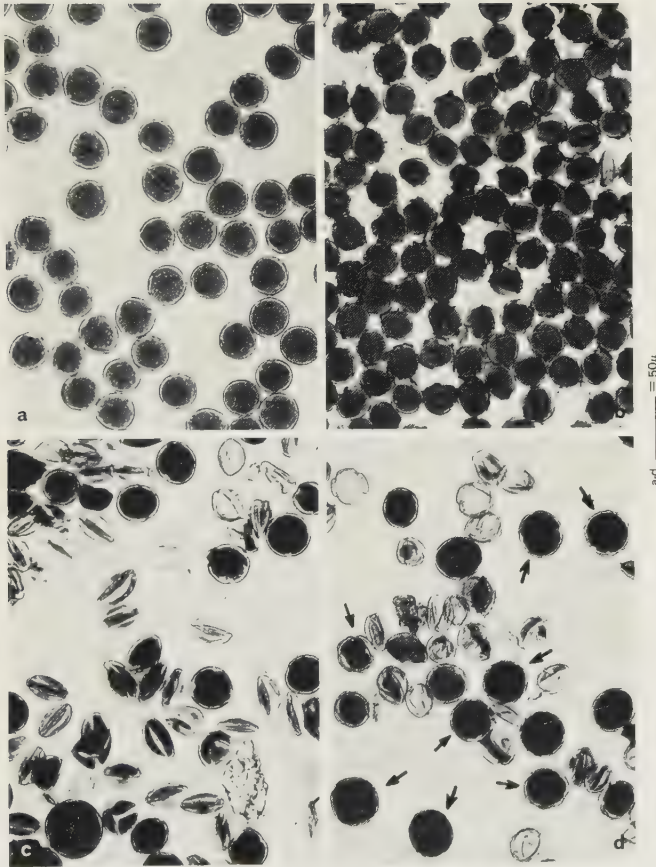
a) *Ranunculus plantagineus* subsp. *plantagineus* var. *laceratus* (Zwischbergental, K02231).
 b) *Ranunculus plantagineus* subsp. *occidentalis* (Mt La Chens, K02237). c) *Ranunculus amplexicaulis* (Val d'Esquierry, K02193). d) *Ranunculus amplexicaulis* (Collada de Balbaran, K02189).



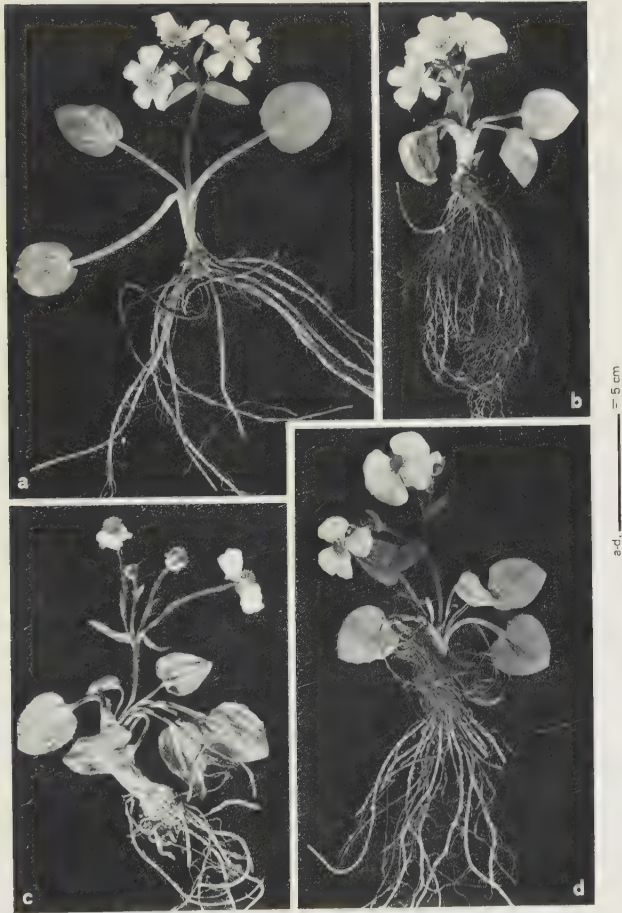
a) *Ranunculus pyrenaicus* (Port d'Envalira, K02229). b) *Ranunculus plantagineus* subsp. *plantagineus* (Vallée du Cristillan, K02232). c) *Ranunculus angustifolius* var. *angustifolius* (Superbolquères, K02169). d) *Ranunculus angustifolius* var. *angustifolius* (Port de Pailhères, K02171). e) *Ranunculus angustifolius* var. *uniflorus* (Sierra Nevada, K02172).



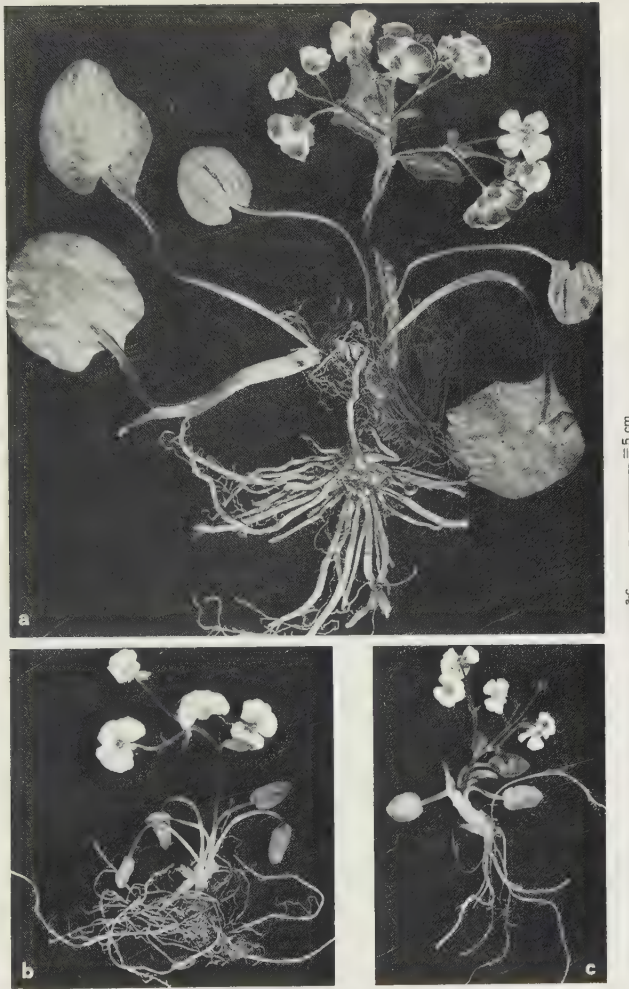
a) pollen du *Ranunculus pyrenaeus* diploïde (Port d'Envalira, K02229). b) pollen du *X Ranunculus luizetii* diploïde [= *R. parnassifolius* subsp. *parnassifolius* × *R. pyrenaeus*] (Vallée de Llo, K02197). c) pollen du *Ranunculus plantagineus* subsp. *plantagineus* tétraploïde (Zwischbergental, K02231); les flèches désignent les micospores tétracolpées. d) *Ranunculus amplexicaulis*, métaphase de méristème racinaire; le chromosome B persiste dans le noyau quiescent [flèches] (Pic d'Orhy, 70-1884).



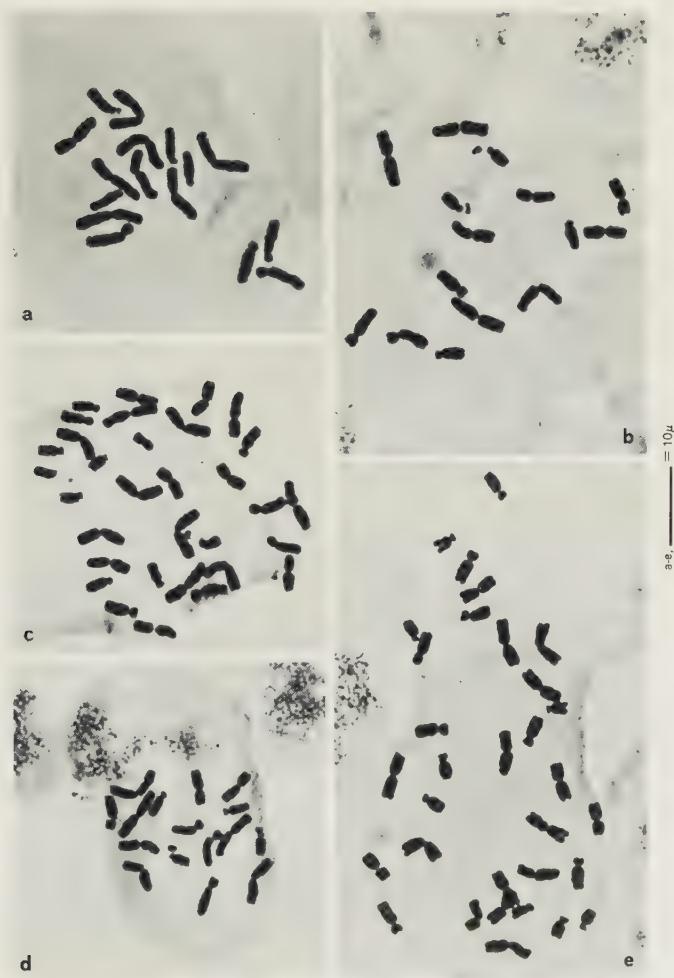
a) pollen du *Ranunculus parnassifolius* subsp. *cabrerensis* diploïde (Curavacas, K02203). b) pollen du *Ranunculus parnassifolius* subsp. *parnassifolius* diploïde (type de l'herbier de Linné). c) pollen du *Ranunculus parnassifolius* subsp. *heterocarpus* tétraploïde (Grand Chavalard, K02208). d) pollen du *Ranunculus parnassifolius* subsp. *heterocarpus* pentaploïde (Port de Barossa, K02205). Les flèches désignent les microspores 4-, 5-, et 6-colpées.



a, b) *Ranunculus parnassifolius* subsp. *parnassifolius* (Vallée de Llo, K02206, K02207). c) *Ranunculus parnassifolius* subsp. *heterocarpus* (Porteille d'Orlu, K02211). d) *Ranunculus parnassifolius* subsp. *heterocarpus* (Grand Chavalard, K02208).

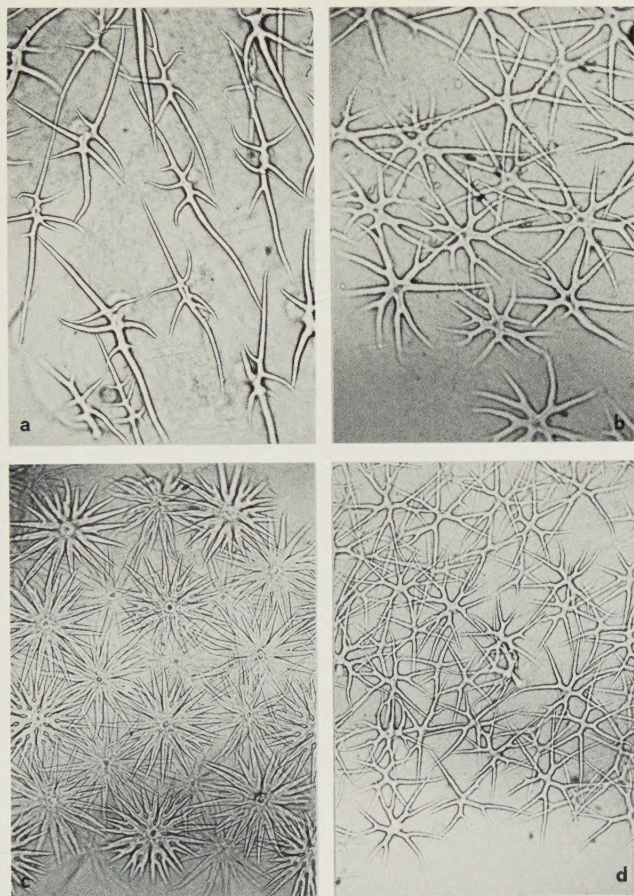


a) *Ranunculus parnassifolius* subsp. *cabrerensis* (Curavacas, K02203). b) *Ranunculus parnassifolius* subsp. *favargerii* (Picos de Europa, Canalona, K02201). c) *Ranunculus parnassifolius* subsp. *favargerii* (Hu., Valle de Anso, Hoya Solano, c. 1900 m, L. Villar [JCB]).



Métaphases de méristèmes radiculaires.

- a) *Ranunculus gramineus* (Dornajo, K02186). b) *Ranunculus seguieri* (Mongioie, 69-1923).
 c) *Ranunculus plantagineus* subsp. *plantagineus* (Cayolle, K02234). d) *Ranunculus plantagi-*
neus subsp. *occidentalis* (Grand Veymont, K02241). e) *Ranunculus parnassifolius* subsp. *hete-*
rocarpus (Albula, 71-822).



Trichome foliaire de quatre *Alysseae*.

- a) *Ptilotrichum tenuifolium*. b) *Hormathophylla reverchonii*. c) *Hormathophylla cadevalliana*.
d) *Alyssum purpureum*.

